

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Heda Křížková**

## **Struktura, biologická aktivita a význam kryokonitu v supraglaciálním ekosystému**

The structure, biological activity and importance of cryoconite in supraglacial ecosystem

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Linda Nedbalová, Ph.D.

Praha, 2013

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 17. 5. 2013

Podpis

### **Poděkování**

Mé největší poděkování patří mé školitelce RNDr. Lindě Nedbalové, Ph.D. za přínosné rady, její trpělivost, ochotu a také, že mě k tématu práce přivedla. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Jakubovi Žárskému za vysvětlení nejasností v souvislosti s tématem, které se mi občas naskytly.

Děkuji také své rodině, přátelům a okolí za podporu a především bratrovi Ing. Vojtěchu Křížkovi za technickou pomoc a Marcele Štrofové za pomoc v gramatice anglické i české a celkovou dlouholetou podporu.

## Abstrakt

Kryokonit je organický a anorganický materiál na povrchu ledovce. V porovnání s oligotrofním prostředím ledovce má vyšší obsah živin a umožňuje život řadě organismů včetně některých bezobratlých. Oproti okolnímu ledu a sněhu pohlcuje více slunečního záření, protává do ledovce a vzniká kryokonitová jamka zaplněná vodou. Na konci letního období zamrzá a mikrobiální aktivita se snižuje. V létě, kdy je mikrobiální aktivita v kryokonitu nejvyšší, je důležitou součástí koloběhu živin v glaciálním ekosystému. Svou přítomností přispívá k tání ledovce a ovlivňuje vodní ekosystémy, které jsou zásobované vodou z ledovce. Organismy kryokonitu jsou spolu s půdními mikroorganismy prvními kolonizátory čerstvě odledněného území. Kryokonit a kryokonitové jamky sice pokrývají povrch ledovců v průměru přibližně z 10 %, ale vzhledem k celkové rozloze trvale zaledněných oblastí na Zemi mohou mít spolu s ostatními složkami supraglaciálního ekosystému vliv na biochemické procesy v globálním měřítku.

*Klíčová slova:* kryokonit, kryokonitové jamky, ledovec, supraglaciální ekosystém, mikrobiální aktivita, chladová adaptace

## Abstract

Cryoconite is supraglacial debris composed of organic and inorganic particles. In comparison with oligotrophic glacier ice, cryoconite is nutrient rich and provides a suitable habitat for many organisms including some species of invertebrates. Cryoconite absorbs more solar energy than surrounding snow and ice, melts into the glacier and water-filled cryoconite hole is formed. In late summer, contents of the holes freezes and microbial activity is reduced. The peak of microbial activity is reached in summer, when cryoconite has significant influence on nutrient cycling in glacier ecosystems. Cryoconite contributes to glacier melting and affects water ecosystems supplied with glacier melt-water. Organisms present in cryoconite and soils are the first colonizers of newly exposed habitats after glacier's retreat. Although they cover on average 10 % of the surface area of glaciers, cryoconite and cryoconite holes together with other supraglacial habitats can play an important role in global biogeochemical processes because of the large area of permanently glaciated regions on Earth.

*Key words:* cryoconite, cryoconite holes, glacier, supraglacial ecosystem, microbial activity, cold-adapted mechanisms

# Obsah

1 Úvod .....	1
2 Charakteristika kryokonitu .....	2
2.1 Oblasti výskytu .....	2
2.2 Tvorba kryokonitu a kryokonitové jamky .....	3
2.3 Kryokonitová jamka v průběhu roku .....	6
2.4 Složení kryokonitu .....	8
2.5 Podmínky v kryokonitu a kryokonitové jamce .....	9
3 Organismy .....	11
3.1 Organismy v kryokonitu .....	12
3.1.1 Autotrofní organismy .....	12
3.1.1.1 Sinice .....	12
3.1.1.2 Řasy .....	13
3.1.2 Heterotrofní organismy .....	14
3.1.2.1 Heterotrofní bakterie .....	14
3.1.2.2 Jednobuněčné eukaryotní organismy .....	15
3.1.2.3 Mnohobuněčné eukaryotní organismy .....	16
3.2 Adaptace na extrémní prostředí kryokonitu .....	17
3.3 Interakce mezi organismy .....	21
3.4 Rozdíly ve složení společenstev v závislosti na umístění kryokonitu .....	21
4 Kryokonit jako ekosystém .....	23
4.1 Cyklus uhlíku .....	24
4.2 Cyklus dusíku .....	26
4.3 Fosfor .....	27
5 Závěr .....	29
6 Seznam použité literatury .....	30
Přílohy .....	43

# 1 Úvod

Ledovce polárních a vysokohorských oblastí se mohou na první pohled zdát jako prostředí, kde vzhledem k extrémním podmínkám nenajdeme žádné známky života. Dle studií, kterých v těchto oblastech rychle přibývá, můžeme vidět, že opak je pravdou. Výskyt sedimentu a vody na povrchu ledovce, která vzniká jeho táním během letního období, poskytuje řadě organismů podmínky k životu (Kohshima et al., 1993; Prisco et al., 1998; Takeuchi et al., 2001a;). Mezi glaciální habitaty, kde se vyskytuje největší množství organismů, patří morény, mokrý tající sníh během léta, ledovcová jezírka a především kryokonit (Hodson et al., 2008).

Výzkum kryokonitu a života glaciálního ekosystému obecně není záležitostí pouze poslední doby. První zmínka o nálezu kryokonitu sahá až do roku 1870, kdy ho při své výpravě do Grónska prvně popsal a pojmenoval polárník Adolf Erik Nordenskjöld. Tehdy svůj nález popsal jako hmotu neznámého původu tvořenou řasami, zbytky hornin a rostlin, díky které vznikají jamky v ledovci, jež mu ztěžovaly cestu terénem. Tuto hmotu nazval slovem „kryokonite“, které odvodil z řeckého κρύος („*kryos*“) = zima a κόνις („*konys*“) = prach (Leslie, 1879; Gerdel & Drouet, 1960). Nyní už je známo, že kryokonit vzniká z materiálu přineseného z okolí a poté dochází k jeho agregaci mikroorganismy (Gribbon, 1979; Takeuchi et al., 2001a). Díky vysokému obsahu živin v porovnání s okolním prostředím a obsahu kapalné vody v letní sezóně je „oázou“ pro organismy, které svou aktivitou ovlivňují jak glaciální ekosystém, tak vodní ekosystémy zásobované vodou z ledovce (Fortner et al., 2005; Cameron et al., 2012b).

Cílem mé bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o kryokonitu do textu, který danou problematiku komplexně popisuje, tedy popsat tvorbu kryokonitu, lokality, kde se s ním můžeme setkat, jaké podmínky pro život nabízí, popsat diverzitu zde žijících organismů, jejich přizpůsobení k podmínkám prostředí a vzájemné interakce. Důležitou částí práce je také, jakým způsobem se kryokonit zapojuje do biogeochemických procesů glaciálního ekosystému a zda nějakým způsobem ovlivňuje okolní prostředí.

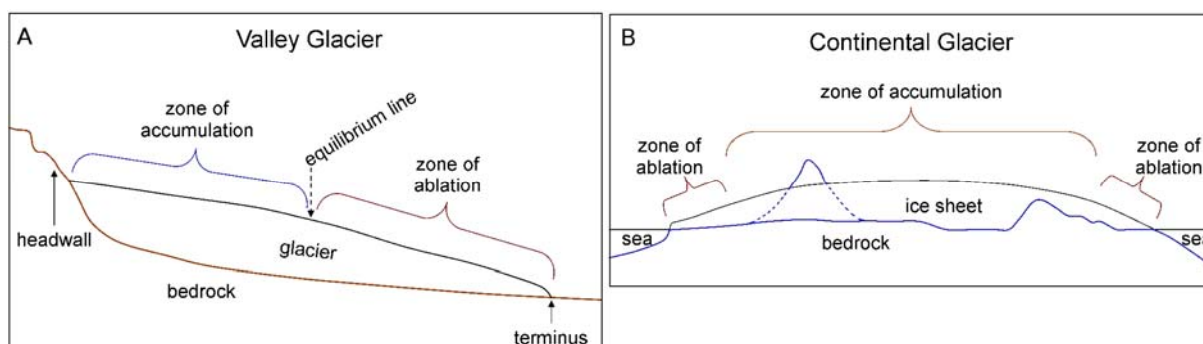
Vzhledem k tomu, že se jedná o téma, které je intenzivněji studováno v posledních letech a v češtině proto zatím neexistují ustálené termíny pro některé obraty používané v anglických textech, ráda bych uvedla české výrazy, které budu v práci používat. Slovem kryokonit budu označovat anglický „*cryoconite*“, tedy organický a anorganický sediment na povrchu ledovce s výskytem organismů. Jako jamky budu označovat „*cryoconite holes*“, na jejichž dně se kryokonit nachází – vznikají jeho protátím do ledovce a bývají zaplavené vodou. „*Cryoconite granules*“, útvary na povrchu ledovce vzniklé agregací sedimentu za pomoci mikroorganismů, budu označovat jako zrnka kryokonitu.

## 2 Charakteristika kryokonitu

### 2.1 Oblasti výskytu

Kryokonit je součástí supraglaciálních ekosystémů. Nachází se na povrchu ledovců v polárních a vysokohorských oblastech. (Gerdel & Drouet, 1960; Gribbon, 1979; Takeuchi et al., 2001a,b; Bagshaw et al., 2007; Fountain et al., 2008; Hodson et al., 2010a; Takeuchi et al., 2010; MacDonell & Fitzsimons, 2012).

Tvorby ledovce se účastní dva hlavní procesy – akumulace a ablace. Podle toho, který z procesů převažuje, můžeme povrch ledovce rozdělit na akumulární a ablační zónu, viz Obr. 1. V akumulární zóně dochází k dějům, které vedou k přírůstku ledovce. Hlavním z nich jsou sněhové srážky. Na povrchu ledovce se nachází vrstva sněhu nebo firnu a teplota je zde pod 0 °C. Ablační zónou ledovce je oblast, kde ledovec ubývá. Na jeho úbytku ledovce se podílí především tání, evaporace a sublimace. Tání a evaporace nastávají ve chvíli, kdy je okolní teplota rovna nebo vyšší než teplota tání, a tudíž se na povrchu ledovce nachází voda v kapalném stavu. Obě zóny odděluje linie rovnováhy, kde se celková bilance přírůstku ledovce rovná jeho úbytku (Benn & Evans, 1998; Kotlyakov, 2009).



Obr. 1: Akumulační zóna, linie rovnováhy a ablační zóna horského (A) a kontinentálního (B) ledovce (Dawes & Dawes, 2011)

Kryokonit vzniká nejčastěji v ablační zóně ledovce, kde jsou pro jeho vznik nejlepší podmínky (Mueller et al., 2001; MacDonell & Fitzsimons, 2012). Zde se na povrchu ledovce nachází firn a led, který vytváří hrbolatou vrstvu. Firn vzniká přeměnou sněhu táním a tlakem horní vrstvy sněhu, dochází k rekrytalizaci a tvoří se zrna (Benn & Evans, 1998). Díky nerovnoměrnému povrchu se v mezerách hrubě zrnitého sněhu a ledu uchycuje anorganický a organický materiál, který je transportován větrem, stékající vodou z okolí a z tání ledovce nebo je materiál zamrzlý v ledovci a táním se dostane na jeho povrch. (Gerdel & Drouet, 1960; Gribbon, 1979; MacDonell & Fitzsimons, 2012). Zdrojem materiálu jsou především okolní nunataky a morény, půda, ale i aerosol, vulkanický prach či materiál z odlehlých pouští (Gerdel & Drouet, 1960; Adhikary et al., 2000; Sun, 2002; Tranter et al., 2004). To, odkud anorganický materiál pochází, lze zjistit podle tvaru a složení jednotlivých částic. Pokud je povrch hrbolatý, ne moc obroušený, byl transportován na krátké vzdálenosti, tudíž pochází z okolních hornin (Sun et al., 2002).

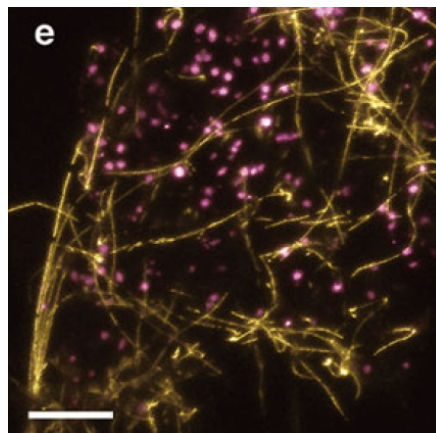
## 2.2 Tvorba kryokonitu a kryokonitové jamky

Distribuce kryokonitu závisí na topografii ledovce. Nejvyšší hustota výskytu je v ablační zóně s mírně příkrým až rovným terénem (MacDonell & Fitzsimons, 2012). Pokud je ledovec příliš příkrý, stékající tající voda sediment odplaví a kryokonit se nemůže uchytit. To samé platí i pro míru ablace. Pokud povrch odtává velmi rychle, sediment je odplaven (Adhikary et al., 2000). To je také důvodem, proč se kryokonit nenachází v temperátních oblastech a na lokalitách se sezónní sněhovou pokrývkou (MacDonnell & Fitzsimons, 2008). Důležitou roli má vzdálenost od kraje ledovce. V centrální části ledovců o velké rozloze je výskyt kryokonitu nižší než v krajních oblastech, které jsou blíže zdrojům hornin a půd (Takeuchi et al., 2001b). Naopak velikost kryokonitu roste se vzdáleností od okraje ledovce, protože v okrajových částech je kryokonit více rozrušován a odplavován stékající vodou (Cook et al., 2012).

Podstatnou složkou kryokonitu jsou mikroorganismy, především heterotrofní bakterie a sinice (Kohshima et al., 1993; Edwards et al., 2011), které se podílí na agregaci materiálu v zrnko (Obr. 2). Mikroorganismy produkují lepivou extracelulární hmotu tvořící síť, v níž jsou částice zachyceny, a samotné vláknité sinice omotávají shluk částic a napomáhají zpevnění zrnka (Obr. 3). Tím jsou odolnější k tekoucí vodě a lépe se udrží na povrchu ledovce (Takeuchi et al., 2001a; Langford et al., 2010).



Obr. 2: Zrnka kryokonitu na povrchu ledovce (Takeuchi, 2013)



Obr. 3: Povrch zrnka kryokonitu ve fluorescenčním mikroskopu. Zeleno-žlutě jsou zbarvené sinice, které pokrývají povrch zrnka (Langford et al., 2010)

Kryokonit značně ovlivňuje albedo povrchu ledovce a urychluje tání okolního ledu (Kohshima, 1987). Albedo, procento slunečního záření, které se odrazí od povrchu ledovce (Benn & Evans, 1998), závisí na stáří sněhu, jeho hloubce, hustotě, úhlu dopadu slunečního záření k povrchu, přítomnosti kapalně vody a „znečištění“ sněhu ostatními částicemi – viz Tabulka 1. Čerstvý, nový sníh bez znečištění, tvořený malými krystalky má albedo až 90 %. Zatímco albedo ledu a sněhu, který je tvořen většími krystaly a obsahuje další materiál včetně kryokonitu, klesá až k 5 %. (Wiscombe & Warren, 1980; Kohshima, 1993; Paterson, 1994).

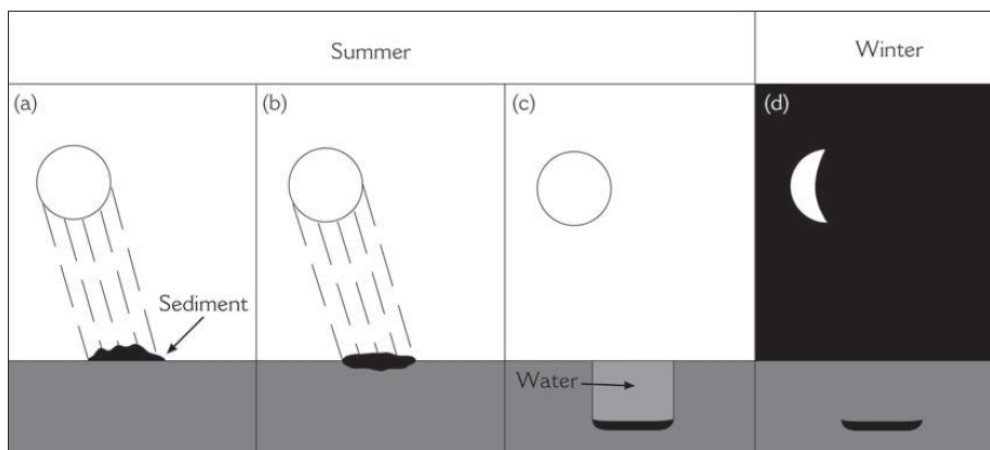


Se zvyšující se plochou, kterou kryokonit na povrchu ledovce zabírá, se snižuje albedo ledovce, přispívají k tomu také mikroorganismy kryokonitu. Na počátku tvoří kryokonit úlomky hornin, zbytky půd a fragmenty biologického materiálu. Součástí jsou i mikroorganismy z okolního ledu a přinešené spolu s materiálem (Takeuchi et al., 2001a). Se vzrůstající aktivitou mikroorganismů v průběhu léta roste množství tmavé organické hmoty, která vzniká činností řas a rozkladem bakterií. Ke konci léta, kdy se značně zvyšuje obsah tmavé organické hmoty v kryokonitu, albedo povrchu ledovce klesá. V porovnání se snížením albeda kryokonitem je ovlivnění albeda přítomností samotného anorganického materiálu nižší (Kohshima et al., 1993; Kohshima et al., 1994; Takeuchi et al., 2001a; Takeuchi et al., 2001b).

*Tabulka 1: Albedo (v %) sněhu a ledu (Patterson, 1994)*

	Range	Mean
Dry snow	80–97	84
Melting snow	66–88	74
Firn	43–69	53
Clean ice	34–51	40
Slightly dirty ice	26–33	29
Dirty ice	15–25	21
Debris-covered ice	10–15	12

Tím, že kryokonit absorbuje více slunečního záření než okolní povrch ledovce, dochází k tání okolního ledu (viz Obr. 4). Tvoří se jamka, na jejímž dně se nachází vrstva kryokonitu a je zaplavená vodou, která vzniká při protávání sedimentu nebo se do jamky dostane z tajícího povrchu ledovce (Gribbon, 1979; Wharton et al. 1985; Hodson et al., 2008). Jamka má svislé stěny a půdorys je ve tvaru písmene „D“ nebo kruhovitý. Jamky o půdorysu „D“ se vyskytují ve vysokohorských oblastech nižších zeměpisných šířek. Zde se během celého roku střídá den a noc, takže sluneční paprsky během dne nedopadají ze všech úhlů. Zatímco v polární oblastech nastává polární den, sluneční paprsky dopadají ze všech světových stran, takže se může vytvořit jamka kruhovitého půdorysu (McIntyre, 1984, podle Mueller et al., 2001).



*Obr. 2: Vznik kryokonitové jamky absorbcí slunečního záření kryokonitem a jeho protávání do ledovce (a-c). V zimě jamka zamrzá (d) (Fountain et al., 2008)*

Vznik kryokonitu, jamky, její hloubku a velikost ovlivňuje řada faktorů, hlavními z nich jsou sklon ledovce, složení kryokonitu a vlastnosti sněhu a ledu. Průměr a hloubka jamek se pohybuje od centimetrů po metr i více v závislosti na podmínkách (Gerdel & Drouet, 1960; Gribbon, 1979; MacDonell & Fitzsimons, 2008).

Nejvíce jamek se nachází v rovném terénu ablační zóny ledovce. Pokud je ledovec přikryt, materiál se na povrchu ledu neuchytí a jamka se nemůže vytvořit (Bøggild, 1998; Stibal et al., 2012). Sklon ledovce omezuje také absorpci světelného záření. Při sklonu 30° byla naměřena nižší absorpce světelného záření než na rovném povrchu (MacDonell & Fitzsimons, 2012).

Složení kryokonitu ovlivňuje jeho albedo. Pokud jsou v kryokonitu zastoupeny převážně tmavé minerály a horniny, albedo kryokonitu bude nižší, bude pohlcovat více slunečního záření a jamka bude hlubší než kdyby převažoval světlý materiál (Tedesco et al., 2013). Důležitá je také aktivita organismů, které tvoří tmavou organickou hmotu. Ta ovlivňuje absorpci slunečního záření stejným způsobem jako tmavé horniny a minerály (Takeuchi et al., 2001a; Takeuchi et al., 2002).

Vlastnosti povrchu ledovce jsou dalším důležitým faktorem pro přetrvání kryokonitu a tvorbu jamky. Kryokonit se usazuje v oblasti ledovce, kde se nachází hrubozrnný led a firn, který má nižší albedo než čerstvý sníh a proniká jím více slunečního záření. Kryokonit pohlcuje sluneční záření, zvyšuje se jeho teplota, povrch ledovce pod ním začne tát a tvoří se jamka. Vzniklá voda jamku zaplavuje, absorbuje sluneční záření, ohřívá se a přispívá k prohloubení jamky. Hrubozrnným ledem v okolí jamky proniká sluneční záření, které absorbuje kryokonit na dně jamky a tím se opět zvyšuje její prohloubení. Na protávání kryokonitu a tvorbě jamky se tedy účastní přímé sluneční záření, které absorbuje voda a na počátku i kryokonit, a záření, které proniká okolním ledem. Se zvětšující se hloubkou jamky se snižuje rychlost protávání, až se zastaví úplně. V určité hloubce už se sluneční záření dostane ke kryokonitu na dně v minimálním množství nebo vůbec, protože je při cestě vodou a ledem postupně pohlceno. Maximální hloubka kryokonitu tedy není pro všechny oblasti stejná a závisí na lokálních podmínkách. Kryokonitových jamek směrem dolů po ledovci přibývá. Důvodem je jednak charakter ledu, ale také větší množství kryokonitu, které se sem dostává se stékající vodou. V nízkých oblastech ledovce s vysokou mírou ablace kryokonitové jamky zase ubývají. Stékající voda kryokonit rozrušuje a přenáší, takže se jamka nestihne vytvořit nebo nevydrží po celou sezónu (Gerdel & Drouet, 1960; Gribbon, 1979; Wharton et al., 1985; Stibal et al., 2012).

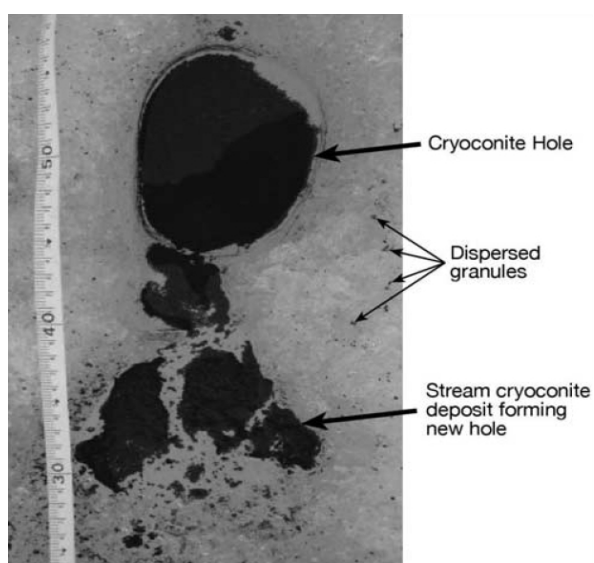
Během léta jsou kryokonitové jamky v kontaktu s okolním prostředím (výjimkou jsou jamky v oblasti Antarktidy – viz níže), takže množství kryokonitu v jamce může vzrůstat. Spolu s větrem a stékající vodou se do jamky dostává další organický a anorganický materiál, který absorbuje sluneční záření a má vliv na další zvětšení jamky (Wharton et al., 1985). Kryokonitové jamky jsou v kontaktu s okolím také prostřednictvím kanálků, které jsou přítomné díky drenážnímu charakteru sněhu a hrubozrnného ledu nebo v důsledku popraskání okolního ledu na povrchu i pod ním. K tomu dochází v zimních měsících, kdy voda v kryokonitu zamrzne, objem ledu je větší než předchozí kapalná voda a pod vzniklým tlakem okolní led popraská (Fountain et al., 2004; MacDonell & Fitzsimons, 2012).

Zastoupení živin, složení sedimentu a diverzita organismů jsou u sousedních jamek v rámci jedné oblasti ledovce zpravidla uniformní. Je to díky propojení jamek, stejným zdrojům materiálu a stékající vodě, která mezi jamkami materiál přenáší (Mueller & Pollard, 2004; Edwards et al., 2011).

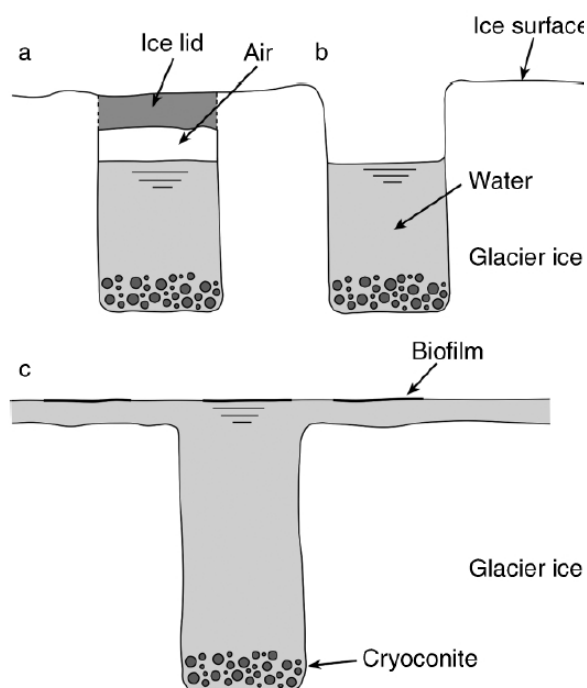
V celkovém měřítku kryokonit snižuje albedo ledovce na 20-40 %, někdy až na 5 %, a přispívá k jeho tání (Kohshima et al., 1993). Voda vzniklá táním má nižší albedo než led, tím pádem pohlcuje více slunečního záření a to vede k dalšímu tání ledovce. Jedná se tak o pozitivní zpětnou vazbu albeda na tání ledovce (Deser et al., 2000).

### 2.3 Kryokonitová jamka v průběhu roku

Kryokonit je na ledovci ve formě rozptýlených kryokonitových zrněk, jako součást stékající vody po ledovci nebo na dně kryokonitové jamky (Obr. 5; Hodson et al., 2007). Kryokonitové jamky lze rozdělit do tří typů (Obr. 6) – jamky otevřené, ponořené a uzavřené (Hodson et al., 2008). Otevřené jamky jsou v kontaktu s atmosférou a okolím. Najdeme je během letního období, kdy je teplota vzduchu nad 0 °C, takže voda v jamce nezamrzá. Ponořené jamky vznikají spíše koncem léta, když voda v jamkách přeteče jejich okraje a sousední jamky se spojí. Tímto způsobem mohou vznikat několikametrová jezírka, na jejichž dně se nachází kryokonit (Wharton et al., 1985).



Obr. 4: Kryokonit na povrchu ledovce (shora): kryokonit na dně jamky, zrnka kryokonitu rozptýlená na povrchu ledovce, kryokonit transportovaný stékající vodou po ledovci v počátku tvorby jamky (Hodson et al., 2007)



Obr. 3: Profil kryokonitových jamek. (a) uzavřená kryokonitová jamka, (b) otevřená kr. jamka, (c) ponořená kr. jamka (Hodson et al., 2008)

Uzavřené jamky jsou od atmosféry odděleny ledem a často i vrstvou sněhu. Na konci letní sezóny klesá intenzita slunečního záření, teplota vzduchu je pod 0 °C a na povrchu jamky se vytvoří ledová vrstva. S klesající teplotou postupně zamrzá celá jamka včetně kryokonitu na dně (Obr. 7). Povrch zapadá sněhem, který má vysoké albedo, takže se sluneční záření z větší části odráží a jamka

zůstane zamrzlá do nástupu letní sezóny (MacDonell & Fitzsimons, 2008; Hodson et al., 2010a). Ledová vrstva na povrchu jamky se může vytvořit i v letním období při poklesu teploty přes noc. Týká se to hlavně jamek ve vyšších oblastech ledovce (Gerdel & Drouet, 1960). Pokud ještě zapadá sněhem a teploty se pohybují kolem 0 °C, sníh přetrvá, odráží sluneční záření a jamka zůstane izolovaná od atmosféry i přes léto (Fountain et al., 2004).

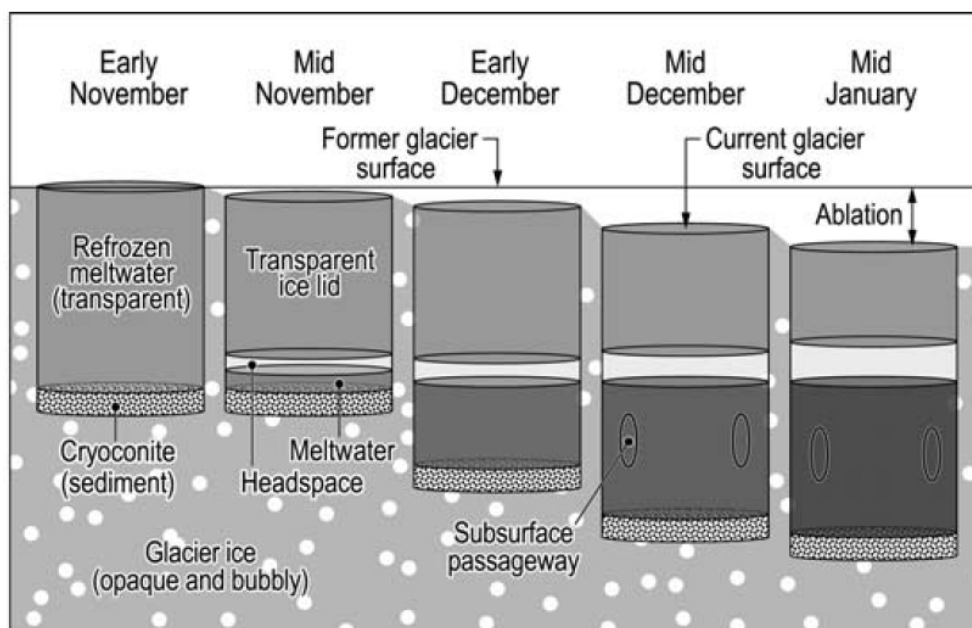


*Obr. 7: Zamrzlá kryokonitová jamka v celém profilu během zimního období (Abromeit, 2013)*

Kryokonitové jamky mohou přetrvávat v zamrzlém stavu i několik let. To je specifické pro oblasti polárních pouští ve vnitrozemí kontinentálních ledovců. Tou je například oblast McMurdo Dry Valleys na Antarktidě. Průměrná roční teplota se zde pohybuje mezi -15 °C až -30 °C, letní teploty se blíží k 0 °C (Doran et al., 2002). Množství srážek za rok je minimální, takže ledovec je většinou bez sněhu. Vrstva ledu na povrchu jamky přetrvává až 10 let, ale i přes to může kryokonit protávat dál do ledovce a mít biologickou aktivitu. Povrch ledovce zde totiž ubývá sublimací. Hloubka jamky se tím pádem zmenšuje a sluneční záření zvyšující se intenzitou s nástupem léta proniká ledem až k vrstvě kryokonitu na dně jamky. Kryokonit má výrazně nižší albedo než okolní led, záření absorbuje a ohřívá se. Díky tomu taje okolní led a kryokonit protává dál do ledovce. Zpočátku léta jamka během noci celá promrzá, ale s větší hloubkou jamky a pozdním létem cykly zamrzání ustupují. Prohlubování jamky se zastaví ve chvíli, kdy se rychlost protávání kryokonitu vyrovná s rychlostí ablace ledovce např. sublimací (viz Obr. 8). V profilu pak jamka vypadá tak, že na dně je vrstva kryokonitu, nad ním je sloupec vody, potom vrstva plynu a to celé je uzavřené vrstvou ledu. Vrstva plynu je směs plynů uvolněných při fotosyntéze a z bublin ledu, který roztál. Vrstva ledu, která jamku zakrývá, bývá průhledná, takže může pronikat dostatečně slunečního záření k fotosyntéze. Někdy je průhlednost omezena rozptýleným kryokonitem v ledu, který způsobí tmavší zbarvení ledu (Mueller et al., 2001; Fountain et al., 2004; Fountain et al., 2008; Fountain et al., 2009).

Při porovnání velikosti kryokonitových jamek v polárních pouštích Antarktidy a otevřených jamek v arktické oblasti jsou jamky Antarktidy výrazně větší. Důvodem je právě dlouholetá izolovanost a okolní podmínky. Nehrozí vyplavení kryokonitu z jamky stékající vodou po ledovci a

díky nepřítomnosti sněhové pokrývky na zamrzlé jamce může pronikat sluneční záření ke kryokonitu a jamka se zvětšovat (Mueller et al., 2001).

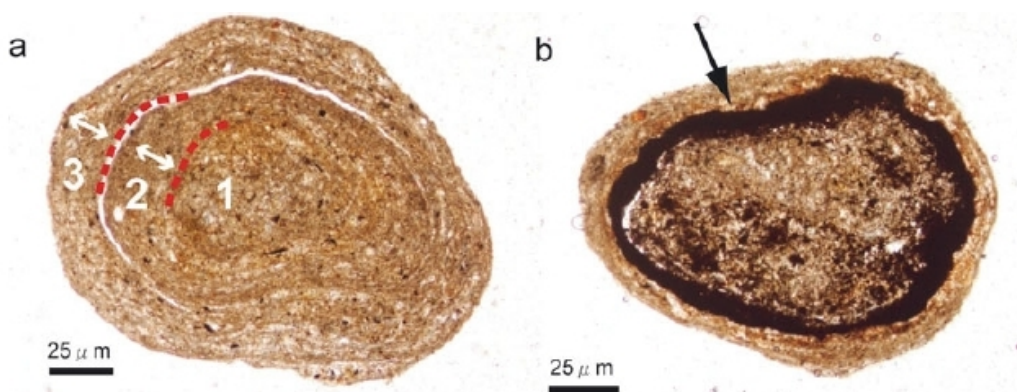


Obr. 8: Vývoj dlouhodobě zamrzlé kryokonitové jamky v oblasti McMurdo Dry Valley na Antarktidě (Fountain et al., 2008)

## 2.4 Složení kryokonitu

Jednotlivá zrnka kryokonitu jsou hnědé kulovité útvary o velikosti 0,1-3,5 mm v průměru (Takeuchi et al., 2001a; Takeuchi et al., 2010). Jsou složeny z minerálů, hornin a organického materiálu a jejich povrch často pokrývají vláknité sinice (Takeuchi et al., 2001a; Hodson et al., 2010; Langford et al., 2010).

Organická složka produkovaná autotrofní a heterotrofní činností tvoří 5-22 % sušiny kryokonitu (Gerdel & Drouet, 1960; Kohshima, 1989, podle Kohshima et al., 1993; Hodson et al., 2010a). Na Obr. 9 je příčný řez zrnkem kryokonitu, kde je vidět, že zrno kryokonitu tvoří 2-7 soustředných vrstev hutné organické hmoty o mocnosti cca 0,2 mm. Některá zrna vznikají seskupením více menších zrněk s vlastní vrstevnatou strukturou. Vrstvy by se daly přirovnat k letokruhům stromů. Během letního období, kdy je vysoká biologická aktivita, zrno kryokonitu přirůstá, zatímco v zimě bez přítomnosti tající vody a kontaktu s atmosférou je aktivita sinic snížena a vrstva se téměř nezvětšuje. Jedna vrstva tedy odpovídá letnímu období jednoho roku. Velikost zrna je omezena fyzikálními vlastnostmi extracelulární hmoty, kterou produkují sinice. Se stoupající velikostí zrna roste riziko jeho rozpadu, protože adhezivní vlastnosti organické hmoty a látky produkované sinicemi při větší velikosti zrna nejsou dostačující. Na rozpadu zrn se podílí i heterotrofové konzumací biomasy a mráz (Takeuchi et al., 2001a; Takeuchi et al., 2010).



Obr. 9: Tenký řez zrnkem kryokonitu. Označení 1, 2 a 3 odpovídá jednotlivým vrstvám. Černou šipkou je označena tmavá organická hmota, která vzniká činností mikroorganismů (Takeuchi et al., 2010).

Oproti organické složce tvoří anorganická část v kryokonitu větší podíl. Není ale jenom stavebním materiálem kryokonitu. Jelikož je jedním ze zdrojů živin pro zde žijící organismy, může mít svým složením vliv na zastoupení některých druhů organismů, především bakterií. (Langford et al., 2010).

## 2.5 Podmínky v kryokonitu a kryokonitové jamce

Kryokonit na dně jamky má teplotu kolem 0 °C až 3 °C, v průměru 0,1 °C (Anesio et al., 2009). V ostatních obdobích roku je zamrzlý a pokrytý sněhem. Přítomnost kapalné vody a teplot nad bodem mrazu je tak omezena na krátkou dobu léta (Margesin et al., 2002; Stibal et al., 2006). Kryokonit v uzavřených kryokonitových jamkách na Antarktidě během počátku léta ještě prochází cykly zamrzání vzhledem k poklesu teploty přes noc a menší hloubce jamky než na konci léta (Fountain et al., 2008).

PH vody v kryokonitové jamce bylo na Antartidě naměřeno kolem pH 8, zatímco pH vody jamek na Arktidě bylo kolem pH 4 (Mueller et al., 2001). Vysvětlením může být vliv průmyslu v Severní Americe a Asii na přítomnost oxidů síry v atmosféře Arktidy, které způsobují kyselé deště (Wadleigh, 1996). Ale vzhledem k vyššímu pH ostatních supraglaciálních habitatů (morény, kamy<sup>1</sup>) Arktidy a proměnlivému pH v kryokonitu během sezóny má rozdíl pH mezi krykonitem Arktidy a Antarktidy spojitost s rozdílnými fyzikálními podmínkami a aktivitou organismů (Margesin et al., 2002; Tranter et al., 2004; Stibal et al., 2006). Hlavní příčinou vysokého pH v dlouhodobě zamrzlé jamce je hydrolýza  $\text{CaCO}_3$  a fotosyntéza sinic a řas (Tranter et al., 2004).

Konduktivita vody v kryokonitové jamce je vyšší než konduktivita okolního ledu a sněhu. Tabulka 2 ukazuje porovnání obsahu iontů ve vodě kryokonitové jamky a v okolním ledu, kde je vidět, že v ledu je vysoká koncentrace  $\text{Na}^{2+}$  a  $\text{Cl}^-$ , zatímco koncentrace  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$  je nižší. Důvodem je přítomnost mořských aerosolů. Směrem do vnitrozemí ledovce koncentrace iontů ubývá spolu se vzáleností od moře. (Lyons et al., 2003; MacDonnell & Fitzsimons, 2012). V kryokonitových jamkách

<sup>1</sup> Kamy jsou sedimenty fluvio-glaciálního původu, které se usazují v trhlinách ledovce. Po odtátí ledovce tvoří kopečky a hřbety, tzv. kamové terasy.

je koncentrace všech iontů daleko vyšší. Zdrojem je totiž nejen mořský aerosol, ale i ionty uvolněné z ledu při tání a hlavně z kryokonitu na dně jamky. Právě zvýšená koncentrace iontů  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$  je způsobená přítomností minerálů a hornin v kryokonitu. Například zdrojem  $\text{Ca}^{2+}$  může být  $\text{CaCO}_3$ , jeho krystalickou modifikací je například kalcit, vápenec, aragonit nebo křída. Koncentrace iontů a jejich složení je tedy ovlivněna lokálními zdroji anorganického materiálu v kryokonitu a může se regionálně lišit. Stejně jako u povrchu ledovce i v kryokonitu se směrem do vnitrozemí ledovce snižuje koncentrace iontů, protože je zde méně transportovaného materiálu větrem a mořského aerosolu (Porazinska et al., 2004; Tranter et al., 2004; Fortner, et al., 2005; MacDonell & Fitzsimons, 2012).

*Tabulka 2: Koncentrace aniontů a kationtů na povrchu ledovce a ve vodě otevřené kryokonitové jamky z oblasti Antarktidy (MacDonell & Fitzsimons, 2012).*

Ice type	$\text{K}^+$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )	$\text{Na}^{2+}$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )	$\text{Ca}^{2+}$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )	$\text{Mg}^{2+}$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )	$\text{NO}_3^-$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )	$\text{Cl}^-$ ( $\mu\text{eq l}^{-1}$ )
Surface ice	$5 \pm 2$	$15 \pm 7$	$5 \pm 3$	$2 \pm 1$	$1 \pm <1$	$19 \pm 8$
Cryoconite hole	$12 \pm 5$	$65 \pm 28$	$84 \pm 45$	$41 \pm 23$	$9 \pm 7$	$120 \pm 74$

Jedním ze zdrojů látek na ledovcích je také člověk. Příkladem může být obsah radionuklidů antropogenního původu v kryokonitu z rakouských Alp (např.  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{134}\text{Cs}$ ,  $^{238}\text{Pu}$ ,  $^{239+240}\text{Pu}$ ,  $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{60}\text{Co}$ ,  $^{154}\text{Eu}$ ,  $^{207}\text{Bi}$ ,  $^{125}\text{Sb}$ ). Dle složení radionuklidů bylo analyzováno, že jejich hlavním zdrojem je havárie jaderné elektrárny Černobyl roku 1986. Radionuklidy se na povrch ledovce dostaly s aerosoli a s tající vodou se nahromadily v kryokonitu (Tieber et al., 2009).

Obsah látek v trvale zamrzlé jamkách ovlivňuje vzájemné propojení kanálky, které se nachází pod povrchem ledovce. Jamky tak spolu mohou „komunikovat“. Dochází k výměně iontů, živin, sedimentu a organismů. Kanálky také protéká do kryokonitu voda z ledovce, která „nařadí“ koncentraci látek a snižuje konduktivitu. Pokud je kryokonit naprosto izolován, není propojen kanálky a jamka je uzavřená ledovou vrstvou, úspěch organismů v přežití závisí na jejich schopnosti recyklaci živin a odolnosti cyklům zamrzání (Tranter et al., 2004; Fountain et al., 2008; MacDonell, Fitzsimons, 2012).

Obsah a koloběh uhlíku, dusíku a fosforu je uveden v kapitole 4.



### 3 Organismy

Počet organismů a jejich aktivita je v kryokonitu a v krykonitových jamkách v porovnání s okolním povrchem ledovců vyšší (Mueller et al., 2001; Hodson et al., 2008). Z mikroorganismů dominují bakterie a sinice, vyskytují se také další protista a setkat se lze i s některými druhy bezobratlých (Takeuchi et al., 2000). Fotosynteticky aktivní organismy, sinice a řasy, fixují anorganický uhlík, některé sinice navíc i atmosferický dusík. Tím vytváří základ organických látek, které mohou být dále využity heterotrofy (heterotrofní bakterie a protista, bezobratlí) a tvoří se komplexní ekosystém (Morgan-Kiss et al., 2006).

Výskyt organismů v kryokonitu je ovlivněn fyzikálními a chemickými procesy v ledovcovém ekosystému a zároveň organismy tyto procesy ovlivňují svou aktivitou (Kohshima et al., 1993). Kolonizace kryokonitu může proběhnout dvěma základními způsoby. Organismy jsou přineseny spolu se stékající tající vodou nebo z okolí větrem. Šíření větrem je jedním z důvodů, proč se lze v kryokonitu setkat s druhy, které se v oblastech s nízkými teplotami nevyskytují a zpravidla je nepřežijí (Porazinska et al., 2004; Cameron et al., 2012a). Mezi ně patří organismy, které jsou z hlediska teplotního optima růstu mezofilní, rostoucí při teplotách 20 °C až 37 °C, a termofilní, rostoucí kolem teploty 55 °C. Kromě větru jsou organismy transportovány také živočichy nebo lidmi. Ze zvířat se jedná především o ptáky, kteří je na svém povrchu přenášejí mezi jednotlivými zdroji vody (Örstan, 1998).

Organismy, které v kryokonitu žijí, se dle optimální teploty růstu řadí mezi psychrofilní a psychrotrofní. Psychrofilní organismy rostou při teplotě 15 °C a níže. Psychrotrofní nebo také psychrotolerantní jsou schopné růst při nízkých teplotách, ale jejich teplotní optimum pro maximální růst je v rozmezí 15 °C až 20 °C (Margesin et al., 2002; Moyer & Morita, 2007).

Kryokonit na dně jamky má vyšší diverzitu organismů než voda, která je v jamce nad ním. Ovlivňuje to rozdílný obsah živin (Hodson et al., 2008). Voda v jamce má obsah živin nižší, je řazená jako oligotrofní a celkově je v ní diverzita organismů nižší než v kryokonitu, který je na živiny bohatý (Margesin et al., 2002, Kaštovská et al., 2005). Jamky, které jsou uzavřeny ledovým víčkem, mají výrazně omezený kontakt s okolím, což má vliv na zastoupení organismů a biologickou produkci. (Tranter et al., 2004; Porazinska et al., 2004).

Kryokonit může být zároveň zdrojem organismů pro okolí. Posunem ledovce, jeho odtátím a vyplavením kryokonitu se organismy dostanou do kontaktu s odhalenou půdou a spolu s půdními organismy osidlují nově vzniklý habitat (Wharton et al., 1985; Yallop & Anesio, 2010).



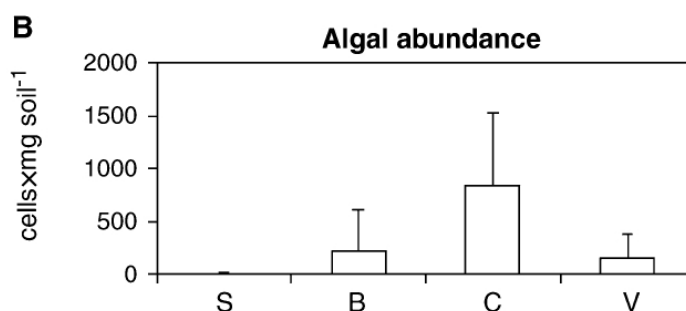
### 3.1 Organismy v kryokonitu

V této části jsou uvedeny nejběžnější organismy, které se v kryokonitu vyskytují a které bylo možné identifikovat. Řada organismů z tohoto prostředí nebyla zatím blíže taxonomicky určena, týká se to zejména bakterií a protist.

Kromě níže uvedených skupin se lze v kryokonitu setkat i s organismy z domény Archaea, které často žijí v extrémních habitatech (Cavicchioli, 2006). Archaea byla v kryokonitu pozorována zatím jen v oblasti Antarktidy (Cameron et al., 2012a)

#### 3.1.1 Autotrofní organismy

V porovnání s okolními typy prostředí (povrch ledovce, půdy bez nebo s vegetací, půda pod ledovcem), je biomasa sinic a řas nejvyšší v kryokonitu (viz Obr. 10; Kaštovská et al., 2005), protože poskytuje nejvhodnější podmínky pro tvorbu mikrobiálního biofilmu. V kryokonitové jamce je distribuce sinic a řas nerovnoměrná. Na dně jamky v kryokonitu obvykle dominují sinice, zatímco ve vodním sloupci nad kryokonitem převládají řasy (Lizotte et al., 1996; Paerl & Priscu, 1998).



Obr. 10: Množství sinic a řas v subglaciální půdě (S), v půdě bez vegetace (B), v kryokonitu (C) a v půdě s vegetací. Měření z oblasti Svalbardu (Kaštovská et al., 2005).

##### 3.1.1.1 Sinice

Přítomnost sinic v kryokonitu je jedním z důkazů jejich schopnosti přežít v nejrůznějších extrémních habitatech (Castenholz & Garcia-Pichel, 2002; Zakhia et al., 2008).

V kryokonitu dominují vláknité nevětvené sinice řádu Oscillatoriales, nejčastějším rodem je *Phormidium*. Často se také vyskytuje rod *Leptolyngbya*, která je kromě kryokonitu hojná i v supraglaciálních kamech<sup>1</sup> a v ledovcových morénách. V menším počtu jsou pak zastoupeny rody *Oscillatoria* a *Spirulina*. Z řádu Nostocales, jehož součástí jsou vláknité sinice obsahující heterocysty, je hlavním zástupcem rod *Nostoc*, dále pak *Calothrix*. Vcelku hojně jsou také jednobuněčné sinice *Chlorococcus* a *Chroococcus* (řád Chroococcales), které tvoří kolonie o několika buňkách (Gerdel & Drouet, 1960; Kohshima et al., 1993; Takeuchi et al., 2001a; Sävström et al., 2002; Mueller & Pollard, 2004; Porazinska et al., 2004; Kaštovská et al., 2005; Stibal et al., 2006).

Obecně lze říci, že zástupci sinic vyskytující se na ledovcích jsou shodní s těmi, kteří se vyskytují v ostatních habitatech polárních a vysokohorských oblastí. Pravděpodobně to tedy nejsou druhy, které by byly specializované jen na život ve sněhu nebo na ledu, ale jsou to druhy sinic s vysokou přizpůsobivostí, které se vyskytují v okolní půdě a sladkovodních lokalitách (Stibal et al., 2006; Segawa & Takeuchi, 2010). To, že nejsou specializované na život v trvale nízkých teplotách, dokazuje i jejich pomalá rychlost za těchto podmínek. Avšak vzhledem k ochranným mechanismům mají širokou ekologickou valenci, rostou sice pomalu, ale v extrémních podmínkách kryokonitu vytrvávají (Vincent et al., 2007).

Kromě mechanismů k přežití nízkých teplot uvedených v kapitole 3.2 je také důležitá produkce extracelulárních polymerních látek. Fungují na stejném principu jako kryoprotektanty, zvyšují osmolaritu okolního prostředí a omezují tvorbu ledu v blízkosti buněk. Podstatné je také se vypořádat s vysokými hodnotami UV záření přes léto a naopak nedostatkem fotosynteticky aktivního záření při pokrytí kryokonitu sněhem a ledem, více kapitola 3.2 (Vincent et al., 2007; Zakhia et al., 2008).

Role sinic v kryokonitu je nepostradatelná. Fungují nejen jako stavební prvek (viz část 2.2), ale podílí se také na fixaci CO<sub>2</sub> a atmosferického dusíku. Fixace dusíku probíhá za přítomnosti enzymu nitrogenázy, která funguje jen v anaerobních podmínkách. Proto je fixace vzdušného dusíku oddělena od fotosyntézy prostorově nebo časově. Prostorové oddělení je zajištěno ve specializovaných buňkách heterocytech, které jsou přítomny u sinic řádu Nostocales a Stigonematales. Časové oddělení je u sinic, které heterocyty nemají, takže fotosyntéza a vznik kyslíku probíhá za dne a fixace vzdušného dusíku probíhá v noci (Pandey et al., 2004; Kalina & Váňa, 2005).

Přehled konkrétních zástupců sinic, které byly v kryokonitu identifikovány, uvádí Tabulka P1.

### **3.1.1.2 Řasy**

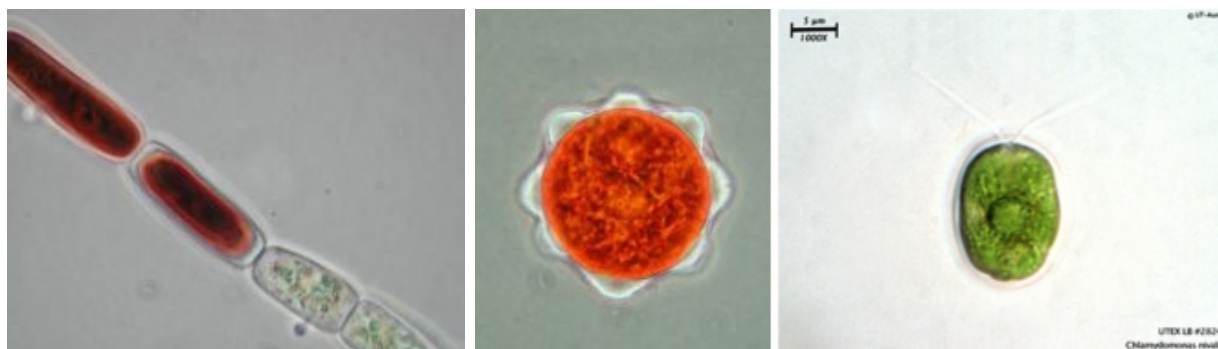
Druhově zastoupení řas v kryokonitu je podobné jako na povrchu ledovce (Yoshimura et al., 1997; Takeuchi et al., 2000). Nejčastěji se zde vyskytují sněžné řasy, které jsou na toto prostředí přímo adaptovány (viz kapitola 3.3), ale také rozsivky a další druhy řas zanešené spolu s anorganickým i biogenním materiálem větrem a vodou (Porazinska et al., 2004; Cameron et al., 2012a).

Třída Bacillariophyceae, rozsivky, má kosmopolitní rozšíření. Spolu se sinicemi tvoří významnou složku mikrobiálních nárostů arktických a antarktických jezer (Sabbe et al., 2004; Douglas & Smol, 2010;). Druhově složení rozsivek v kryokonitu dokládá jejich různorodý původ. Například v kryokonitu na Špicberkách a Grónsku se vyskytovaly rozsivky aerofytické, halofytické, epipelické a bryofilní (Yallop & Anesio, 2010).

Druh *Mesotaenium berggrenii* ze třídy Zygnematomyceae, spájivky, najdeme nejčastěji v tajícím sněhu, kde způsobuje šedo-růžové zbarvení, a ve vodě stékající po ledovci, která je zdrojem tohoto druhu v kryokonitu. Buňky se shlukují a vylučují slizovitou hmotu, díky které se lépe udrží na povrchu ledových krystalů a jsou odolnější odnosu tekoucí vodou. Jejich životní cyklus je

haplontní, pouze zygota a zygospora vzniklá konjugací dvou buněk je diploidní. Zygospora je velice odolná, s trojvrstevnou buněčnou stěnou a dokáže přežít v zamrzlém stavu řadu let (Ling et al., 1990; Kalina & Váňa, 2005). Do stejné třídy patří také vláknitá řasa *Ancylonema nordenskiöldii* (Obr. 11), která obsahuje hnědy pigment ve vakuolách a také tvoří odolné zygospory (Remias et al., 2012).

Častým zástupcem sněžných řas je psychrofilní *Chlamydomonas nivalis* (Obr. 12), která běžně způsobuje červené zbarvení sněhu a byla popsána v kryokonitu Arktidy i Antarktidy (Säwström et al., 2002; Mueller & Pollard, 2004). Stejně jako *Mesotaenium* produkuje sliz složený z polysacharidů, který jí pomáhá se přichytit ke krystalům ledu a sněhu. Zbarvení buněk je způsobeno karotenoidy, především astaxanthinem, který je chrání před negativními důsledky nadměrného UV i viditelného záření. Podobně jako obsažený  $\alpha$ -tokoferol působí jako antioxidant. Haploidní pohyblivé buňky mají dva bičíky, nepohyblivé cysty jsou odolné mrazu i vůči vysokým teplotám přes léto, protože po roztátí sněhu se cysty vyskytují v půdě (Remias et al., 2005). Zástupci řas, kteří byli v kryokonitu identifikováni, uvádí Tabulka P2



Obr. 11: *Ancylonema nordenskiöldii* (Takeuchi, 2013) Obr. 12: *Chlamydomonas nivalis*. Červeně zbarvená odolná nepohyblivá cysta a zelená bičíkatá buňka (Thomas, 1993 Takeuchi, 2013)

### 3.1.2 Heterotrofní organismy

Množství heterotrofních organismů v kryokonitu se odvíjí od obsahu biogenních prvků. S klesajícím množstvím uhlíku, dusíku a fosforu klesá i množství heterotrofních organismů. Z hlediska hlavních taxonomických skupin heterotrofů převládají v kryokonitu bakterie. (Margesin et al., 2002). Vliv na přítomnost určitých skupin organismů může mít minerální složení a fyzikální vlastnosti materiálu, který kryokonit tvoří (Langford et al., 2010).

#### 3.1.2.1 Heterotrofní bakterie

Heterotrofní bakterie jsou klíčovými organismy v kryokonitu. V jamkách se koncentrují v kryokonitu na dně, ve vodě jamky jich je v porovnání s polárními jezery dokonce méně (Laybourn-Parry et al., 2012). V obsazení převládají gram-negativní bakterie z kmene Proteobacteria (Edwards et al., 2011) například *Pseudomonas* a *Sphingomonas* (Margesin et al., 2002), které se řadí mezi psychrotrofní bakterie (Bowman et al., 1997). Při kultivaci bakterií z kryokonitu byl zaznamenán

zvýšený růst při teplotě 20 °C, nejrychleji rostly bakterie při teplotě 30 °C. To je zapříčiněno vlivem člověka a dalších teplotokrevných živočichů, které bakterie s vysokou teplotou růstu do prostředí zanášejí. Jedná se především o bakterie třídy Gammaproteobacteria. Dle studie Lee et al., 2011 frekvence výskytu bakterií s vysokou maximální teplotou růstu převažovala nad bakteriemi rostoucími do 20 °C v místech, která jsou navštěvována lidmi. Naopak bakterie s teplotním maximem do 15 °C, např. *Arthrobacter*, a do 20 °C, např. *Flavobacterium*, se vyskytovali hlavně v odlehklých místech bez vlivu člověka (Lee et al., 2011).

Kromě chemoheterotrofních bakterií jsou přítomné bakterie fotoheterotrofní, které přijímají uhlík z organických látek, ale zdrojem energie je sluneční záření stejně jako u sinic a řas. Příkladem jsou *Rhodobacter* a *Chloroflexus* (Edwards et al., 2011). *Rhodobacter* je zástupcem nesirných purpurových bakterií. Fotosyntetický pigment bakteriochlorofyl *a* je umístěn v cytoplazmě. Při aerobních podmínkách je schopný chemoheterotrofní výživy (Imhoff et al., 1984; Kumar et al., 2007). Zajímavým rodem je *Chloroflexus*, který se řadí k vláknitým zeleným nesirným bakteriím. Při anaerobních podmínkách je fotoheterotrofní, při aerobních chemoheterotrofní. Fotosyntetické pigmenty bakteriochlorofyl *a* a *c* jsou umístěny v chlorozomech, kde nejsou vázány v komplexu pigment-protein jako u chloroplastů, ale tvoří shluky organizované do lamel. Řadí se mezi nejúčinnější fotosyntetické komplexy schopné fungovat při různých světelných podmínkách (Madigan et al., 1974; Sprague et al., 1981; Pšenčík et al., 2004). Stejně jako u chloroplastů jsou u obou rodů bakterií z fotosyntetických pigmentů přítomny ještě karotenoidy. Kromě fotosběrné funkce chrání buňku před poškozením vlivem kyslíkového radikálu, konkrétně singletního kyslíku, který je vysoce reaktivní a může poškodit DNA (Frank & Christensen, 1995).

Z kryokonitu byly izolovány i naprosto nové druhy bakterií. Například z alpského kryokonitu byl popsán fakultativně psychrofilní *Pedobacter cryoconitis* a psychrofilní *Sphingomonas glacialis* (Margesin et al., 2011; Zhang et al., 2011).

### **3.1.2.2 Jednobuněčné eukaryotní organismy**

Heterotrofní bičíkovci a nálevníci se vyskytují v kryokonitových jamkách všech oblastí (Laybourn-Parry et al., 2012).

Například dominantním bičíkovcem v kryokonitu i na povrchu grónského ledovce Midre Lovénbreen je *Paraphysomonas* (Säwström et al., 2012). Tento bičíkovec patří mezi zlativky (Chrysophyceae), povrch buňky kryjí křemičité šupiny. *Paraphysomonas* je běžným rodem, který se vyskytuje v jezerech a mořích po celém světě (Finlay & Clarke, 1999). Rod *Paraphysomonas* vyskytující se v kryokonitu zatím nebyl blíže určen.

Nálevníci většinou řídce osídlují kryokonit na dně jamky, zatímco ve vodě zaplňující jamku se nevyskytují (Säwström et al., 2002). Jedním z přítomných rodů je například *Monodinium*, který se vyskytuje v trvale zamrzlých antarktických jezerech (Roberts et al., 2000), *Halteria*, která je jinak běžnou součástí sladkovodního planktonu (Jurgens & Šimek, 2000) a mixotrofní *Strombidium*, které

do své buňky zabudovává plastidy z pozřených řas (Schoener & McManus, 2012). Zdrojem sladkovodních nálevníků na ledovci mohou být okolní jezera, jak bylo prokázáno například na Špicberkách (Laybourn-Parry et al., 2012).

### 3.1.2.3 Mnohobuněčné eukaryotní organismy

#### Houby

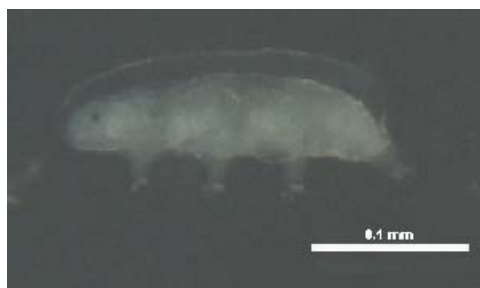
Z kryokonitu byly kultivovány houby jak z oddělení Basidiomycota, stopkovýtrusé, tak Ascomycota, vřeckovýtrusé. Zástupci vřeckovýtrusých jsou především kvasinky, např. rod *Candida* třídy Saccharomycetes. Ze stopkovýtrusých byly přítomny například *Rhodotorula* a *Cryptococcus*. Při kultivaci byly schopné růst do 15 °C, vyšší teploty růst zastavily. Růst houbových organismů je nejspíš podporováno i kyselým pH kryokonitu, které preferují (Margesin et al., 2002).

#### Vířníci (Rotifera)

Vířníci se kosmopolitně vyskytují převážně ve sladkovodním prostředí (Segers & De Smet, 2008), takže jejich přítomnost v kryokonitových jamkách není překvapující (De Smet & Van Rompu, 1994; Takeuchi et al., 2000; Porazinska et al., 2004). Z jamek byly popsán výskyt druhů ze tříd Bdelloidea a Monogononta, např. *Philodina gregaria*, *Cephalodella catellina* a rod *Polyarthra* (De Smet & Van Rompu, 1994; Sävström et al., 2002; Porazinska et al., 2004). Vířníci jsou rozšiřováni vodou, větrem nebo zvířaty. Větrm jsou roznášeni nejčastěji ve stavu dormance, viz Kapitola 3.2 (Örstan, 1998).

#### Želvušky (Tardigrada)

Z kmene Tardigrada byly v kryokonitových jamkách nalezeny například *Acutuncus antarcticus* (Obr. 13), *Hypsibius* sp. nebo *Diphascon recamieri*, který dominuje v kryokonitu v Grónsku (Sømme, 1996; Dastych, 2004; Porazinska et al., 2004). *Hypsibius* sp. je tmavě zbarvený druh o velikosti kolem 200-400 µm, na koncích čtyř párů končetin má drápky. Je kosmopolitně rozšířený ve sladkovodních habitatech (Dastych, 2004). Želvušky obecně (Obr. 14) jsou známy svou odolností extrémním teplotám díky schopnosti přejít do stavu kryobiózy, resp. anhydrobiózy, tedy naprosto utlumit metabolismus při snížení obsahu vody v těle (Sømme, 1996).



Obr. 13: *Acutuncus antarcticus* (Biodiversity Institute of Ontario, 2012)



Obr. 14: Želvuška (*Tardigrada*) v ledovcovém prostředí, neurčena do rodu (Takeuchi, 2013)

## Hlístice (Nematoda)

Další organismy kryokonitu, které mají schopnost anhydrobiózy jsou hlístice. Jsou významnou složkou půdních společenstev, do kryokonitu se dostávají spolu s půdou z okolí (Porazinska et al., 2002). V kryokonitu se vyskytují v oblasti Arktidy a ledovců nižších zeměpisných šířek (Laybourn-Parry et al., 2012), zatímco v Antarktidě v oblasti McMurdo Dry Valleys nebyly hlístice v kryokonitu pozorovány (Porazinska et al., 2004). Je to z toho důvodu, že zde nejhojnější půdní hlístice *Scottinema lindsayae* preferuje sušší prostředí, takže v zaplavených kryokonitových jamkách není přítomna. Naopak druh *Plectus antarcticus* se vyskytuje v mokřích půdách, nicméně jeho výskyt v kryokonitových jamkách těchto oblastí limituje dlouhodobé zamrzání jamek (Porazinska et al., 2002; Porazinska et al., 2004; Fountain et al., 2008).

## Členovci (Arthropoda)

Jak v jamce s kryokonitem tak ve stékající vodě po ledovci byl popsán do červena zbarvený korýš *Glaciella yalensis* ze skupiny Copepoda (Obr. 15). Jeho velikost je do 1 mm a přívlastek „yalensis“ je odvozen od názvu himalájského ledovce Yala Glacier, kde byl nalezen (Kikuchi, 1994; Takeuchi et al., 2000).



Obr. 5: *Glaciella yalensis* (Takeuchi, 2013)

Dalším pozorovaným bezobratlým v kryokonitu a supraglaciálním prostředí je *Diamesa* sp. z čeledi Chironomidae, pakomárovití. Larvy tohoto druhu byly nalezeny v kryokonitu nebo v dutínekách sněhu a ledu. Dospělí jedinci nejsou schopní létat, mají redukovaná křídla. Přes den se vyskytují na povrchu ledovce a migrují za slunečním zářením. Na noc zalézají do dutinek mezi krystaly ledu. Jedinci přežívají i velmi nízké teploty, až -16 °C, v aktivním stavu. Živí se řasami a bakteriemi. Délka života samic je delší než samců. Obsahují tuková tělíska, díky kterým mohou přežít zimu bez přítomnosti potravy (Kohshima, 1984; Kohshima, S., 1985; Takeuchi et al., 2000).

## 3.2 Adaptační na extrémní prostředí kryokonitu

Aby organismy v prostředí kryokonitu přežily, musí být odolné vůči extrémním podmínkám. Mezi ně patří vysoké hodnoty slunečního záření včetně UV-záření, nízké teploty, cykly zamrzání a sezónní výkyvy výskytu kapalné vody a koncentrace iontů vlivem zamrzání (Mueller et al., 2001).

Mezi hlavní adaptace k přežití patří přítomnost látek, které zabraňují destrukci organismu vlivem nízké teploty, složení lipidů v membráně, funkčnost enzymů při nízkých teplotách, dehydratace a tvorba klidových stádií (Morgan-Kiss et al., 2006).

### **Antifreeze proteiny**

Jednou z látek zabraňující destrukci organismu nízkou teplotou jsou antifreeze proteiny (AFPs). Jsou to polypeptidy složené z repetitivních sekvencí aminokyselin. Molekula proteinu má z jedné strany plochou strukturu, kterou se pomocí vodíkových můstků váže ke krystalu ledu. Tím brání růstu krystalu a rekrystalizaci, tedy spojení menších krystalů do větších. Jejich obsah ve vodě také snižuje bod mrazu. Uplatňuje se u bakterií i hmyzu (Raymond & DeVries, 1977; Davies et al., 2002; Gilbert et al., 2004).

### **Kryoprotektanty**

Dalšími látkami jsou kryoprotektanty. Nejčastěji se jedná o sacharidy (glukóza, fruktóza) a alkoholy (manitol, glycerol). Stejnou funkci můžou mít i aminokyseliny (alanin, prolin, glycin). Svou přítomností zvyšují osmolaritu roztoku a zabraňují tvorbě ledu v buňce, nebo pokud se led vyskytuje extracelulárně, chrání buňku před dehydratací. Stabilizují proteiny, brání jejich agregaci vlivem nízké teploty a tím chrání buněčnou strukturu (Storey, 1997; Chattopadhyay, 2006).

### **Enzymy fungující při nízkých teplotách**

Enzymy jsou proteinové povahy a jsou nepostradatelnými katalyzátory biochemických reakcí v organismu (Alberts et al., 1998). Organismy žijící v chladném prostředí proto musí mít odolné, aktivní enzymy při nízkých teplotách. Enzymy psychofilů jsou v porovnání s enzymy mezofilních a termofilních organismů mnohem aktivnější i při teplotách kolem 0 °C, avšak při vyšších teplotách jejich aktivita a stabilita klesá. Vyšší aktivity při nízkých teplotách je dosaženo vyšší dostupností aktivního místa enzymu a tím větší flexibility enzymu, to je ale na úkor stability při vyšší teplotě. Stavbou se enzymy psychofilů liší v uspořádání aminokyselin, např. více hydrofóbních aminokyselin na povrchu proteinu, více nabitých aminokyselin uvnitř molekuly apod. (D'Amico et al., 2002; Feller et al., 2006).

### **Stavba membrán**

Základem buněčných membrán je fosfolipidová dvojvrstva. Molekuly fosfolipidů se v rámci vrstvy pohybují kolem své osy a vyměňují si místo se sousedními molekulami. To je důvodem tekutosti membrán, která je pro buňku velmi důležitá. Umožňuje přesun membránových bílkovin v rámci vrstvy, které jsou podstatné pro buněčnou signalizaci, a difúzi membránových lipidů a bílkovin společně s malými nepolárními (O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>) a nenabitými polárními molekulami (voda, glycerol) do buňky. Spolu se snížením teploty se snižuje rychlost pohybu molekul a s ním tekutost a propustnost membrány (Alberts et al., 1998). Aby organismy při nízkých teplotách přežili, tekutost jejich membrán musí být zachována. To je ovlivněno složením membrán. Nasycené mastné kyseliny

jsou nahrazeny nenasycenými, které obsahují dvojné vazby a brání těsnému uspořádání molekul. Délka mastných kyselin je kratší, protože s délkou molekuly roste možnost interakce uhlovodíkových konců a tím se tekutost snižuje. Vliv má také změna izomerie nenasycené mastné kyseliny z cis na trans a složení polární části molekuly fosfolipidu. Fluiditu membrán zachovává i pigmentace, konkrétně zastoupení polárních karotenoidů (Chattopadhyay et al., 1997; Chattopadhyay, 2006; Shivaji & Prakash, 2010).

## **Antioxidanty**

Důležitá je také ochrana proti volným kyslíkovým radikálům (ROS), protože se snižující se teplotou roste rozpustnost plynů v kapalinách. ROS vznikají ve větším množství vlivem zvýšeného působení UV záření. Mechanismy obrany jsou produkce karotenoidů, antioxidačních enzymů nebo absence biochemických pochodů, při kterých ROS vznikají a mohou poškodit buněčné struktury (Médigue et al., 2005; Vincent, 2007).

## **Dormance**

Dormance, tedy schopnost omezení metabolismu a pozastavení vývoje po dobu nepříznivých podmínek, je rozšířena u sinic, sněžných řas, vířníku, želvušek, hlístic a mnoha dalších organismů.

Rozšířená je tvorba různých cyst a endospór. Endospory tvoří například bakterie různých kmenů. Mají extrémně dlouhou životnost v řádu tisícovek až milionů let. Jejich odolnost zajišťuje složení spóry. Tvoří jí vápník, kyselina 2,6-pyridindikarboxylová (neboli DAP – dipicolinic acid) a peptidoglykan, který je základem buněčné stěny bakterií (Gould, 2006). Odolné cysty tvoří například sněžné řasy z třídy Chlorophyceae. Cysty jsou stále fotosynteticky aktivní a obsahují velké množství karotenoidů, např. astaxanthin, který je chrání před nadměrným UV zářením, ale zároveň slouží jako přenašeč energie ze slunečního záření na chlorofyl, tudíž se dokážou vyrovnat jak s vysokou tak nízkou intenzitou slunečního záření. Odolnost cysty je zajištěna ztlustěním buněčné stěny, ve kterých jsou občas zabudované anorganické řástice z okolí, obsahem tukových tělísek, ve kterých jsou rozpuštěny karotenoidy a nízkým obsahem intracelulární vody. Buněčná stěna je roztažitelná, proto i přes její tloušťku mohou cysty růst a zvětšovat svůj objem (Remias et al., 2010).

Častou strategií přežití nízkých teplot je také dehydratace a stav tzv. anhydrobiózy. Při tomto procesu dochází k pomalé ztrátě vody a v těle zůstane kolem 5–15 % vody. Například želvušky a vířníci se stáčí do soudečkovitého tvaru, hlístice se stáčí do spirály. Tím předchází nadměrné dehydrataci, která by pro ně byla smrtelná. Želvušky a hlístice zabraňují nadměrné dehydrataci vylučováním voskové látky kutikulou. Vířníci neprodukují žádné lipidické látky, které by zabraňovaly naprostému vysušení. Jsou proto propustné vodě a plynům. V těle organismů se také zvyšuje koncentrace např. glycerolu a trehalózy, které nahrazují v molekulách vodu. To napomáhá stabilizovat peptidy a fosfolipidy. Přítomnost volného glycerolu navíc snižuje tvorbu volných radikálů, které oxidují molekuly (Crowe & Madin, 1974; Sømme, 1996).



U vírníků je schopnost dormance spojená se střídáním generací s haploidními a diploidními vajíčky. Třída Bdelloidea, pijavenky, se rozmnožují pouze partenogeneticky. Z tzv. amiktického vajíčka, což je diploidní neoplozené samičí vajíčko, se vyvine nový jedinec, jedinci jsou proto jen samičího pohlaví. Kdykoliv během životního cyklu mohou vstoupit do anhydrobiózy. V takto kondenzované struktuře dokážou přežít několik let až po teplotu absolutní nuly. Třída Monogononta přežívá nízké teploty pomocí tvorby trvalých vajíček. Vnější vrstva vajíčka je velmi tlustá a schopná odolat trávicím enzymům predátorů. Povrch není hladký, vystupují z něj různé ostny a hrbolky. I Monogononta se rozmnožují většinou partenogeneticky z amiktických vajíček. Působením vnějších faktorů (např. teplota, světlo, přítomnost živin) může dojít v amiktickém vajíčku k meióze. Vznikne haploidní miktické vajíčko, ze kterého se vyvinou samci. Oplodní ostatní miktická vajíčka a vznikne tzv. trvalé vajíčko, embryo obalené tlustou odolnou vrstvou. Z nich se poté líhnou samice rozmnožující se partenogeneticky (Gilbert, 1974; Ricci, 2001; Segers & De Smet, 2008).

### **Ochrana proti UV záření**

V polárních a horských oblastech je hodnota dopadajícího UV záření vyšší (Grenfell et al., 1994) a hrozí větší riziko poškození DNA, světlosběrného komplexu a dalších buněčných struktur (Vincent, 2007).

Jednou z nejrozšířenějších strategií, jak se ochránit před poškozením UV zářením, je syntéza látek, které UV pohlcují, nejčastěji jimi jsou různé pigmenty. Živočichové se před vysokou intenzitou slunečního záření mohou schovat, nebo z místa utéct. To se ostatně uplatňuje i u některých sinic a řas. Sinice produkují sliz a kontrakci bílkovinných struktur po něm „kloužou“, řasy se aktivně pohybují za pomoci bičíků. Řada organismů ještě disponuje vysoce účinným systémem na opravu poškozených buněčných struktur vlivem UV záření (Castenholz & Garcia-Pichel, 2002; Remias et al., 2005; Vincent, 2007).

Hlavními ochrannými pigmenty sinic a řas jsou karotenoidy. Mezi ně patří astaxanthin sněžných řas, které jim dává červené zbarvení. Ve slizových obalech sinic je zase ukládán scytonemin, který při vyšších koncentracích způsobuje černé zbarvení. U sinice rodu *Gleocapsa* je přítomný tmavočervený gleocapsin. (Kalina & Váňa, 2005; Remias et al., 2005; Vincent, 2007).

V ochranně proti UV záření pomáhá také produkce aminokyselin MAAs („mycosporine-like amino acids“), které UV záření pohlcují (Castenholz & Garcia-Pichel, 2002). Dle fylogenetických studií původ jejich biosyntézy je u sinic. Díky horizontálnímu genovému přenosu je začaly využívat obrněnky a nakonec i mnohobuněční živočichové (Carreto & Carignan, 2011).

### **Přežití při nízké intenzitě slunečního záření**

Fototrofní organismy kryokonitu jsou schopné přežít i v době, kdy je kryokonit zamrzlý, pokrytý vrstvou sněhu a hodnoty prostupujícího slunečního záření jsou nízké (Zakhia et al., 2008). Hlavními fotosyntetickými pigmenty sinic a řas jsou chlorofyly, pomocnými pigmenty jsou karotenoidy (karoteny a xantofyly), u sinic a některých řas ještě fykobiliny. Pomocné pigmenty jsou

součástí antén fotosystémů, které umožňují přijmout energii z širšího spektra dopadajícího slunečního záření. Přijatá energii je ve formě excitovaných elektronů přenášena dál na chlorofyly. Fykobiliny jsou u většiny sinic organizovány v tzv. fykobilizomech (Glazer, 1977; Alberts et al., 1998; Hawes & Schwarz, 2000; Castenholz & Garcia-Pichel, 2002; Kalina & Váňa, 2005; Remias et al., 2005).

### **3.3 Interakce mezi organismy**

Kryokonit poskytuje v supraglaciálním prostředí místo k životu řadě organismům. Ty tvoří relativně komplexní potravní řetězec, ve kterém dominují mikroorganismy, především prokaryota. Fotosyntetizující organismy, sinice a řasy, jsou základem tohoto řetězce a jejich aktivita je hlavním hnacím motorem dalších procesů v kryokonitu (Porazinska et al., 2004; Laybourn-Parry et al., 2012).

Na zvýšenou produkci organického materiálu autotrofy reagují bakterie zvýšením svého počtu a tím pádem roste i respirace (Stibal et al., 2008a). Stejně jako v jiných vodních ekosystémech, jsou bakterie hlavním zdrojem potravy pro heterotrofní jednobuněčné organismy, které jsou jednak konzumenty bakterií a regulují jejich počet, a zároveň dekompozitoři mrtvých bakterií (Fuhrman & Noble, 1995; Sävström et al., 2002). Spolu s houbami fungují bakterie jako rozkladači biologického materiálu (Wharton et al., 1985).

Stejně jako v ostatních vodních ekosystémech mají i v kryokonitu důležitou roli viry. Spolu s heterotrofními protisty regulují počet bakterií (Fuhrman & Schwalbach, 2003; Sävström et al., 2007a). Bylo zjištěno, že viry se účastní regulace počtu bakterií z větší části než heterotrofní protista a procentuálně je jejich aktivita dokonce vyšší než v temperátních jezerech. Procento viditelně infikovaných bakterií je v kryokonitové jamce kolem 11 %, zatímco v temperátních sladkých vodách se pohybuje kolem 2 % (Sävström et al., 2007b). Důvodem je teplota a koncentrace makrobiogenních prvků. V temperátních sladkých vodách je bakterií více než ve vodách polárních oblastí, kde je růst bakterií zpomalen nízkou teplotou a obsahem uhlíku a fosforu. Aktivita virů je i při nízkých teplotách stále stejná, tudíž vzhledem k celkově nižšímu počtu bakterií v polárních vodách bude procento infikovaných buněk vyšší a budou mít celkově větší vliv na regulaci počtu bakterií a cyklus uhlíku (Sävström et al., 2007a; Sävström et al., 2008; Anesio & Bellas, 2011).

### **3.4 Rozdíly ve složení společenstev v závislosti na umístění kryokonitu**

Druhové složení organismů v kryokonitu může být pro dvě geografické oblasti rozdílné. Největší rozdíly jsou mezi kryokonitem Arktidy a Antarktidy, kde kryokonitové jamky dlouhodobě zamrzají (Fountain et al., 2004; Cameron et al., 2012a). Z toho důvodu v řadě kryokonitů Antarktidy nenajdeme hlístice (Porazinska et al., 2004). Na druhou stranu zde ale žijí organismy, kterým extrémní prostředí nevadí a nemají zde takovou konkurenci. Jsou to například bakterie kmenů Firmicutes, Deltaproteobacteria a Epsilonproteobacteria, které tvoří endospory s velmi dlouhou životností (Gould, 2006), a mikroorganismy z domény Archea. Spolu s nimi byly z ekosystému kryokonitu prvně

identifikování zástupci eukaryotických skupin Rhizaria, Haptophyta, Choanomonada a Centroheliozoa (Cameron et al., 2012a), ale pouze v oblasti Antarktidy.

Rozdíl je i v zastoupení sinic a řas. V antarktickém kryokonitu sinice suverénně převládají, zatímco v arktickém je doplňují zástupci zelených řas, krásivek a rozsivek. V porovnání s okolním prostředím se druhové složení kryokonitu v Antarktidě liší více než v Arktidě. Důvodem je v případě Antarktidy opět izolace od okolního prostředí zamrznutím jamky, zatímco arktické kryokonity bývají v letním období v kontaktu s atmosférou a okolím, tudíž jejich složení bude podobnější s okolím (Yoshimura et al., 1997; Takeuchi et al., 2000; Săwström et al., 2002; Takeuchi et al., 2003; Kaštovská et al., 2004; Mueller & Pollard, 2004; Stibal et al., 2006).

Bylo též zjištěno, že diverzita organismů byla vyšší v kryokonitu uzavřených jamek v Antarktidě než v kryokonitu otevřených jamek v arktické oblasti, kde jsou jamky během letní sezóny vyplavovány stékající vodou po ledovci (Mueller et al., 2001).

Lokální rozdíly ve složení společenstev se týkají oblastí, které jsou od sebe velmi vzdálené nebo jsou vzájemně izolované. Je to z toho důvodu, že zastoupení organismů v kryokonitu závisí na abiotických vlastnostech prostředí, např. teplotě, složení anorganické hmoty, příměsích z okolí, vlastnostech ledovce a sněhu apod. (Mueller & Pollard, 2004; Edwards et al., 2011) a odráží zastoupení organismů, se kterými se lze setkat v okolí (Săwström et al., 2002). Složení společenstva v okolním sněhu a ledu ovlivňuje poloha, zeměpisná šířka a nadmořská výška (Yoshimura et al., 1997).

Rozdíl v zastoupení druhů v kryokonitu v rámci jednoho ledovce nebývá žádný. Okolní podmínky a zdroje jsou stejné a stékající vodou, případně spláchnutím a roznosem kryokonitu po ledovci, se složení kryokonitu v rámci ledovce unifikuje. Navíc bývají jednotlivé jamky propojeny kanálky, tudíž nejsou mezi sebou izolované. (Porazinska et al., 2004; MacDonell & Fitzsimons, 2008; Cameron et al., 2012a)

## 4 Kryokonit jako ekosystém

Koloběh živin byl zatím detailněji prozkoumán pro kryokonit a kryokonitové jamky, které jsou přes léto v kontaktu s atmosférou a okolím. O koloběhu živin v dlouhodobě zamrzlých kryokonitových jamkách v oblasti polárních pouští máme zatím jen málo informací. Je jisté, že obsah uhlíku, dusíku a fosforu je v porovnání s jinými typy supraglaciálního sedimentu nejvyšší (Tabulka 3), což potvrzuje i jeho vyšší biologická aktivita (Stibal et al., 2006).

*Tabulka 3: Fyzikální a chemické vlastnosti supraglaciálních sedimentů – kamy, kryokonit, morény. Měření z oblasti Špicberk (Stibal et al., 2006)*

		Supraglacial kames	Cryoconite	Medial moraine
pH	Mean	7.62	6.03	8.29
	SD	0.69	0.82	0.27
	Tukey	a	b	a
Coarse fraction content (% dw)	Mean	89.56	10.04	65.30
	SD	6.74	8.88	11.12
	Tukey	a	b	c
Water content (% w)	Mean	8.74	50.01	9.45
	SD	4.95	14.44	3.88
	Tukey	a	b	c
Organic matter content (% dw)	Mean	0.92	8.36	0.73
	SD	0.71	5.04	0.32
	Tukey	a	b	a
Total organic carbon (% dw)	Mean	0.713	2.803	0.700
	SD	0.348	0.858	0.178
	Tukey	a	b	a
Total nitrogen (% dw)	Mean	0.096	0.240	0.143
	SD	0.059	0.091	0.033
	Tukey	a	b	a
Total phosphorus (% dw)	Mean	0.033	0.664	0.137
	SD	0.009	0.625	0.128
	Tukey	a	b	a

SD: standard deviation; different letters indicate significant difference between sediment types in Tukey HSD test for each property given.

V dlouhodobě zamrzlých jamkách začíná počátkem letního období pronikat sluneční záření ke kryokonitu na dně zamrzlé jamky a nad kryokonitem se tvoří vrstva vody a vzduchu (viz kapitola 2.3). Vrstva vody vzniklá na počátku léta má až o dva řády vyšší konduktivitu než na konci léta. Důvodem je rozpuštění látek ze zamrzlého kryokonitu a ledu (Tranter et al., 2004). Z bublin v ledu se také uvolňují atmosferické plyny jako  $N_2$ ,  $O_2$  a  $CO_2$ . Vysoká koncentrace rozpuštěných živin z kryokonitu je využita sinicemi, které začnou fotosyntetizovat (Fountain et al., 2008). S fotosyntézou a hydrolýzou  $CaCO_3$  se zvyšuje pH až k hodnotě pH 11, při kterém se snižuje parciální tlak  $CO_2$ , protože je v alkalickém prostředí vázán. Nízká hodnota  $pCO_2$  a vysoká alkalinita mohou vést k inhibici fotosyntézy (Riebesell et al., 1993, podle Tranter et al., 2004). Předpokládá se, že organický uhlík vzniklý fotosyntézou je pak hlavním zdrojem energie pro heterotrofní organismy (Foreman et al., 2007). Rozkladem organické hmoty vzniká rozpuštěný organický uhlík a dusík, který se ve formě DON (dissolved organic nitrogen) nachází v uzavřené kryokonitové jamce až z 99 % (Tranter et al.,

2004; Bagshaw et al., 2007). Během teplého roku může kryokonitová jamka roztát celá a obsah jamky se dostane do okolí. V oblasti polárních pouští je potom hlavním zdrojem živin na ledovci (Bagshaw et al., 2007; Foreman et al., 2007).

## **4.1 Cyklus uhlíku**

Primární produkce a respirace jsou hlavní děje, které se účastní cyklu uhlíku ve vodních ekosystémech (Anesio et al., 2009). Pokud v systému převládá respirace nad primární produkcí nebo naopak, můžeme o systému mluvit jako o heterotrofním nebo autotrofním. U většiny vodních ekosystémů je výsledná bilance heterotrofní. Důvodem, proč respirace převažuje, jsou alochtonní zdroje organického uhlíku, tzn. organické látky, které pochází z okolního prostředí. Pokud převažuje primární produkce, zdroj organického uhlíku je autochtonní a produkují ho přítomné autotrofní organismy z přijatých anorganických látek (del Giorgio et al., 1999; Cole & Caraco, 2001).

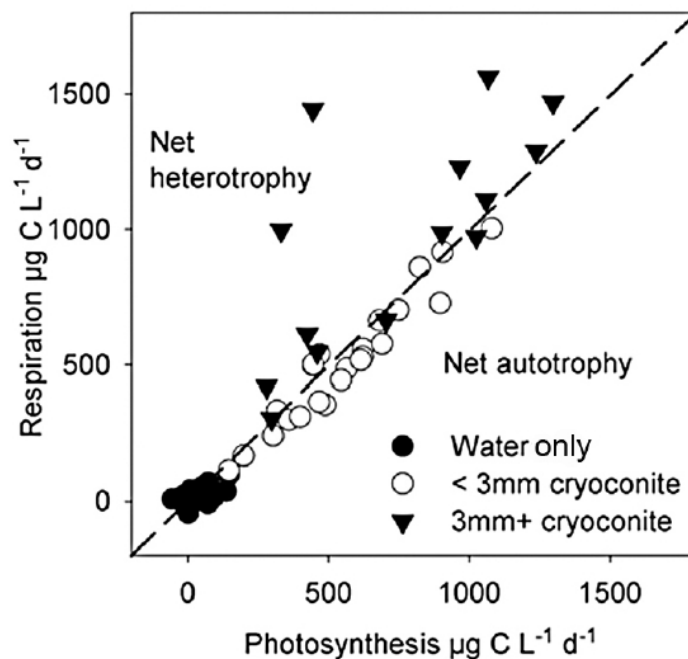
Primární produkce a respirace v kryokonitové jamce v létě je ve vodní fázi srovnatelná s oligotrofními vodami, zatímco primární produkce a respirace v kryokonitu na dně se může blížit hodnotám srovnatelným s půdami temperátních oblastí, které se však vyznačují vyšší teplotou a koncentrací živin. Celkově probíhá 90 % veškeré respirace a primární produkce v kryokonitu na dně jamky (Del Giorgio et al., 1997; Fierer et al., 2006; Anesio et al., 2009).

Obsah organického uhlíku v kryokonitu je kolem 1–4,5 % v sušině (Takeuchi et al., 2002; Stibal et al., 2006; Stibal et al., 2008a). V porovnání s obsahem organického uhlíku v moréně ledovce je až 4x vyšší. Zdroje uhlíku v kryokonitu jsou autochtonní i alochtonní. Autochtonní zde produkují sinice a řasy přeměnou atmosferického CO<sub>2</sub> fotosyntézou. Alochtonní zdroje organického uhlíku, tedy ty z okolního prostředí, lze rozlišit dle původu. Jedním je okolní prostředí bez sněhové a ledové pokrývky, ze kterého se na povrch ledovce dostávají zbytky mechů, lišejníků, půd a cévnatých rostlin, které jsou transportovány větrem nebo vodou. Druhým je materiál ze vzdálených oblastí, který je součástí aerosolů a často obsahuje sloučeniny antropogenního původu, např. saze nebo persistentní organické polutanty, které jsou pro heterotrofní organismy obtížněji rozložitelné (Margesin et al., 2002; Bogdal et al., 2004; Stibal et al., 2008a; Bhatia et al., 2010; Xu et al., 2010).

To, zda je kryokonit v celkové bilanci autotrofní nebo heterotrofní, nelze zobecnit. Důvodem jsou rozdílné podmínky v rámci ledovce a mezi ledovci, kde se kryokonit nachází, roční období, mocnost kryokonitu nebo přítomnost organického materiálu z okolí. Respirace a primární produkce je zde v úzkém vztahu a vzhledem k proměnným podmínkám může výsledná heterotrofie a autotrofie oscilovat na obě strany (Porazinska et al., 2004; Hodson et al., 2007; Edwards et al., 2011; Telling et al., 2012a).

Mocnost a složení kryokonitu ovlivňuje průnik světla, které je limitující pro fotosyntézu. Kryokonit o mocnosti do 3 mm má tendenci k autotrofii, té napomáhá přítomnost minerálů, kterými může světlo pronikat. Při vyšší mocnosti kryokonitu jsou sinice a řasy z větší části zastíněny, v dolní

části jsou rozkládány bakteriemi, převažuje respirace a kryokonit je celkově heterotrofní. Situaci znázorňuje Obr. 16 (Takeuchi et al., 2001a; Hodson et al., 2010b; Telling et al., 2012a).



Obr. 16: Balance heterotrofie a autotrofie ekosystému kryokonitu v závislosti na mocnosti kryokonitu (Telling et al., 2012a).

Umístění kryokonitu na ledovci hraje ve výsledné bilanci také důležitou roli. Kryokonit, který se nachází v dolní části ledovce může obsahovat větší množství organické hmoty vzhledem k její lepší dostupnosti. Důležitým zdrojem je zde alochtonní organický materiál. Dalším zdrojem organických látek je povrch ledovce, který poskytuje autochtonní zdroj uhlíku díky fotosyntéze sinic a řas. Jejich produkty se do kryokonitu dostanou se stékající vodou po ledovci během tání a jsou dobře mikroorganismy rozkládány. V nižších a okrajových částech ledovce se organický materiál v kryokonitu kumuluje a převládá heterotrofie. Zatímco ve vyšších oblastech ledovce a více do středu ledovce, kde je málo alochtonního organického materiálu se daří především fototrofům, celková bilance je autotrofní a ledovec zde funguje jako místo spotřeby  $\text{CO}_2$  (Hodson et al., 2007; Stibal et al., 2008a; Telling et al., 2012a).

Heterotrofie a autotrofie ekosystému kryokonitu se mění s ročním obdobím. Přes zimu, jaro a ještě počátkem léta může v kryokonitu převažovat heterotrofie. Kryokonitová jamka je totiž zamrzlá, je omezený přístup atmosferického  $\text{CO}_2$  a sníh, který má vyšší albedo než led, zabraňuje průniku světla, takže převládne rozklad organických látek a respirace (Paterson, 1994; Hodson et al., 2007).

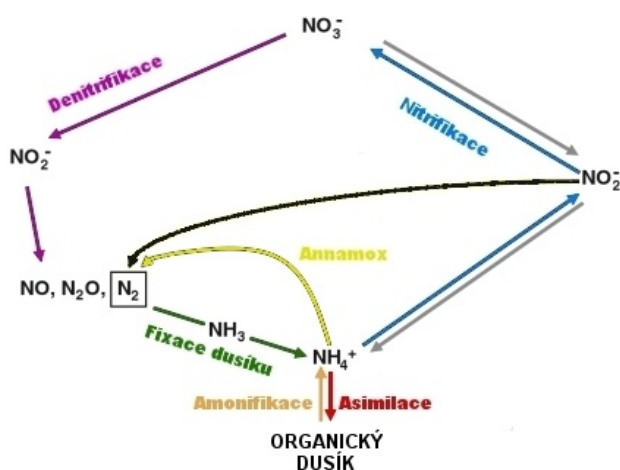
Část organické hmoty z ekosystému ledovce je rozpuštěná a dostává se během tání dále do vodních ekosystémů (ledovcová jezera a řeky, oceány) prostřednictvím stékající tající vody z ledovce. Nejčastější složkou jsou organické látky vzniklé činností mikroorganismů, přítomny jsou také nahromaděné nerozložené látky antropogenního původu a rozpuštěné anorganické látky.

Organické látky ve vodě z ledovců dokazují přítomnost mikrobiální aktivity zdánlivě abiotického prostředí a mají podstatný vliv na výslednou heterotrofní bilanci a kvalitu vod, které zásobují ledovce. (Fortner et al., 2005; Anesio et al., 2009; Dubnick et al., 2011; Pautler et al., 2012). U persistentních organických polutantů antropogenního původu je problém v jejich odolnosti vůči jakémukoliv rozkladu a mohou se tudíž akumulovat v prostředí, kde mají negativní vliv na organismy. Tyto látky se ukládají v ledovci, při tání se z ledu uvolňují a dostávají se do supraglaciálních ekosystémů včetně kryokonitu, ze kterých jsou poté transportovány dále do vodních ekosystémů (Holoubek et al., 2001; Bogdal et al., 2004).

## 4.2 Cyklus dusíku

Dusík je po uhlíku dalším důležitým prvkem v glaciálním ekosystému, který má pozitivní vliv na růst organismů (Telling et al., 2012b). Hlavními zdroji dusíku pro ekosystém ledovce jsou srážky, voda vzniklá táním ledovce a vzduch, ze kterého je fixován diazotrofními organismy. Fixací dusíku vzniká autochtonní zdroj dusíku. Probíhá zejména v kryokonitu a v okrajových částech ledovce, kde je důležitým krokem k primární kolonizaci převážně anorganického substrátu (Telling et al., 2012b). Srážky spolu s materiálem transportovaným větrem jsou alochtonním zdrojem dusíku. Voda, která vzniká táním povrchu ledovce, může být ovlivněna jak alochtonními tak autochtonními zdroji. Koncentrace organismů na povrchu holého ledovce je sice malá, některé ale mohou fixovat vzdušný dusík a vzhledem k rozloze ledovce mají vliv na obsah dusíku (Hodson et al., 2005; Stibal et al., 2012).

Cyklus dusíku probíhá dle obecného schématu na Obr. 17. Fixace dusíku se účastní sinice a některé další bakterie a probíhá za pomoci enzymu nitrogenázy. Nitrifikace se skládá ze dvou kroků, oxidace amonného kationtu ( $\text{NH}_4^+$ ) a oxidace dusitanového aniontu ( $\text{NO}_2^-$ ) na anion dusičnanový ( $\text{NO}_3^-$ ). Jako „annamox“ je označena anaerobní oxidace amonného kationtu. Při denitrifikaci dochází k postupné redukci  $\text{NO}_3^-$  na oxidy dusíku a poté na dusík ve formě  $\text{N}_2$  (Howard & Rees, 1996; Bothe



Obr. 17: Schéma biochemického cyklu dusíku (upraveno na základě původního schématu v Bothe et al., 2007)

et al., 2007). Zdá se, že kryokonit je z hlediska cyklu dusíku komplexní. Fixaci vzdušného dusíku zajišťují některé sinice, bakterie a organismy z domény archaea. Nitrifikace probíhá za účasti bakterií řádu Betaproteobacteria, Actinobacteria a eukarotních organismů z tříd Haptophyceae a Cyanobacteria, účastní se i Archaea. Denitrifikace se účastní bakterie třídy Alpha- a Betaproteobacteria. Probíhá v době, kdy je kryokonit zamrzlý a oddělený od přístupu vzduchu nebo ve středu zrna kryokonitu, kde je anoxické prostředí (Cameron et al., 2012b). V celkovém měřítku je povrch ledovce hlavním zdrojem dusíku. Jestliže jsou organismy kryokonitu schopné fixovat vzdušný dusík, mají podíl na obsahu  $\text{NH}_4^+$  ve vodě vzniklé táním ledovce a tím pádem ovlivňují obsah dusíku ve vodních ekosystémech, které jsou zásobovány vodou z ledovce. Vysoký podíl organické formy dusíku oproti anorganické v dlouhodobě uzavřených kryokonitových jamkách ukazuje, že dochází k opětovnému použití organických látek a zdejší společenstva jsou schopná přežít i bez přísunu anorganického dusíku (Tranter et al., 2004; Hodson et al., 2005; Wynn et al., 2007; Stibal et al., 2012; Telling et al., 2012b).

Nitrifikace probíhá kromě kryokonitu i v okrajových částech ledovce a v morénách. Všechny tyto oblasti jsou nejspíše i zdrojem organismů pro subglaciální prostředí, kde díky nim nitrifikace probíhá také. Denitrifikace vzhledem ke svému anoxickému průběhu probíhá v subglaciálním prostředí. Jediným supraglaciálním habitatem, kde byla denitrifikace také zjištěna, je kryokonit. Důvodem jsou již zmíněné cykly zamrzání, větší mocnost sedimentu a anoxické prostředí ve středu zrna kryokonitu. Do kryokonitu se denitrifikační bakterie dostanou z okolních půd prostřednictvím větru a vody. (Hodson et al., 2005; Takeuchi et al., 2010; Boyd et al., 2011; Cameron et al., 2012).

### **4.3 Fosfor**

Fosfor je dalším z důležitých makrobiogenních prvků pro život organismů. Na rozdíl od dusíku a uhlíku nemůže být vázán ze vzduchu, takže jeho primárním zdrojem v glaciálním ekosystému jsou zbytky hornin a půd přinesené větrem a vodou. Sekundárním zdrojem jsou zbytky biologického materiálu, které jsou doneseny spolu s horninami a půdou nebo vznikají v důsledku činnosti mikroorganismů (Alberts et al., 1998; Bothe et al., 2007; Stibal et al., 2008b). Kombinace obou zdrojů, tj. přítomnost materiálu z okolí a aktivita organismů, je důvodem, proč je koncentrace fosforu v kryokonitu vyšší než v okolních horninách (Stibal et al., 2008b).

Fosfor se v supraglaciálním prostředí koncentruje v místech, kde se nachází zbytky hornin, půd a mikroorganismy, tedy včetně kryokonitu. Oproti tomu ve vodě stékající po ledovci a ve vodním sloupci kryokonitové jamky jsou jeho koncentrace velmi nízké a je zde limitujícím prvkem (Hodson et al., 2005; Mindl et al., 2007; Stibal et al., 2008b, Stibal et al. 2009). Dokladem je zvýšený růst bakterií v těchto vodách při přidání fosforu a zvýšení teploty (Säwström et al., 2002; Mindl et al., 2007). Aby organismy mohli v prostředí s nízkou koncentrací fosforu přežít, mohou produkovat enzym fosfatázu. Pomáhá jim využít fosfor z biologického materiálu a účinně ho recyklovat. Její aktivita se snižuje se zvýšenou koncentrací fosforu z alochtonních zdrojů nebo fosforu vzniklého jako produkt jejího působení. Když je kryokonitová jamka zamrzlá, fosfatáza má minimální aktivitu. Organismy tedy



na nízký obsah fosforu reagují až při roztátí kryokonitové jamky, kdy fosfatázu začnou syntetizovat (Stibal et al., 2009).

## 5 Závěr

Supraglaciální ekosystém zahrnuje kromě kryokonitu a kryokonitových jamek také morény, toky vzniklé stékající tající vodou po povrchu ledovce, drobná jezírka v prohlubních ledovce a samozřejmě samotnou sněhovou a ledovou pokrývku. Všechny tyto habitaty se mohou navzájem ovlivňovat prostřednictvím stékající vody po ledovci. Jakou měrou, to závisí na podmínkách prostředí. Stejně tak distribuce a vlastnosti kryokonitu nejsou stejné pro všechny geografické oblasti, ale odvíjí se od lokálních podmínek. Už samotný vznik kryokonitu ovlivňuje sklon ledovce a vlastnosti sněhu a ledu. Na složení kryokonitu mají vliv okolní horniny a půdy společně se vzdálenými zdroji nejrozumnějších látek včetně těch antropogenních. Intenzita slunečního záření je důležitá pro protávání kryokonitu a spolu s kontaktem s atmosférou působí na biologickou aktivitu. Jelikož je zdrojem organismů v kryokonitu okolí a přinesený materiál, v druhovém zastoupení organismů mohou být také rozdíly. Ty jsou navíc ovlivněny izolovaností kryokonitu (zda je přes léto otevřený vůči okolí, nebo zda je po celý rok izolován vrstvou ledu). Všeobecně se ale jedná o druhy, které musí být na extrémní prostředí kryokonitu adaptovány pomocí nejrozumnějších mechanismů, např. syntézou látek zabráňujících intracelulární tvorbě ledu nebo přecházením nejnižších teplot dormancí. Organismy v dlouhodobě zamrzlých kryokonitových jamkách, jejich způsob získávání živin a mechanismy přežití extrémních podmínek mohou být modelem při studiu potenciálního života mimo Zemi například na Marsu, Europě (měsíc Jupiteru) nebo Titanu (měsíc Saturnu).

Glaciálnímu prostředí vévodí pokud jde o diverzitu a biomasu mikroorganismy. Z jednotlivých částí supraglaciálního ekosystému je nejvyšší biologická aktivita právě v kryokonitu, kde jsou koncentrovány živiny a organismy. Materiál z kryokonitu může být během tání distribuován vodou i do vzdálenějšího okolí, kde je významným zdrojem organických látek.

Jaký význam má glaciální prostředí včetně kryokonitu v globálním měřítku, je otázkou dalších výzkumů především ve spojitosti s globálním oteplováním. Jednou z hypotéz může být pozitivní zpětná vazba albeda podobně jako u tající vody na ledovci. Pokud se zvýší teplota, ledovec začne rychleji odtávat, k čemuž budou přispívat i organismy. Jejich množství se zvýšenou teplotou okolí totiž bude vyšší, takže se sníží albedo ledovce a to vyvolá další tání. Zároveň dojde k vyšší produkci organických látek do okolí, což bude ovlivňovat přilehlé i vzdálenější vodní ekosystémy. V jakém měřítku a jakým způsobem tyto procesy mohou probíhat je otázkou, na kterou lze nejspíš odpovědět až s dalšími poznatky o fungování jednotlivých složek glaciálního ekosystému včetně kryokonitu. Vzhledem k narůstajícímu zájmu o výzkum kryosféry a technickému vývoji využívaných metodických postupů je možné, že to nebude trvat dlouho.

## 6 Seznam použité literatury

- Abromeit, L. (2013): An der Grenze des Möglichen. <http://www.geo.de/GEO/natur/an-der-grenze-des-moeglichen-52242.html> – vyhledáno 26. 2. 2013
- Adhikary, S., Nakawo, M., Seko, K., and Shakya, B. (2000): Dust influence on the melting process of glacier ice: experimental results from Lirung Glacier, Nepal Himalayas. *Debris-Covered Glaciers, IAHS Publ.*, 264: 43-52
- Alberts, B., Bray, D., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., and Walter, P. (1998): Základy buněčné biologie: úvod do molekulární biologie buňky. *Espero Publishing, ISBN 8090290604*, pp. 630
- Anesio, A.M., and Bellas, C.M. (2011): Are low temperature habitats hot spots of microbial evolution driven by viruses? *Trends in Microbiology*, 19: 52-57
- Anesio, A.M., Hodson, A.J., Fritz, A., Psenner, R., and Sattler, B. (2009): High microbial activity on glaciers: importance to the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 15: 955-960
- Bagshaw, E.A., Tranter, M., Fountain, A.G., Welch, K.A., Basagic, H., and Lyons, W.B. (2007): Biogeochemical evolution of cryoconite holes on Canada Glacier, Taylor Valley, Antarctica. *Journal of Geophysical Research*, 112: G04S35
- Benn, D.I., and Evans, J.A. (1998): Glaciers & glaciation. *A Hodder Arnold Publication, ISBN: 0340653035*, pp. 734
- Biodiversity Institute of Ontario, BIO Photography Group (2012): *Acutuncus antarcticus*, [http://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser\\_Taxonpage?taxid=164210](http://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=164210) – vyhledáno 15. 5 2013.
- Bøggild, C.E. (1998): Different melt regimes indicated by surface albedo measurements at the Greenland ice sheet margin – application of TM image. *European Association of Remote Sensing Laboratories, Yearbook 5*: 82–88
- Bøggild, C.E., Brandt, R.E., Brown, K.J., and Warren, S.G. (2010): The ablation zone in northeast Greenland: ice types, albedos and impurities. *Journal of Glaciology*, 56: 101-113
- Bothe, H., Ferguson, S., and Newton, W.E. (2007): Biology of the nitrogen cycle. *Elsevier, ISBN: 9780444531087*, pp. 427
- Bowman, J.P., McCammon, A.C., Brown, M.V., Nichols, D.S., and McMeekin, T.A. (1997): Diversity and association of psychrophilic bacteria in Antarctic sea ice. *Applied and Environmental Microbiology*, 63: 3068-3078
- Cameron, A.K., Hodson, A.J., and Osborn, M. (2012a): Structure and diversity of bacterial, eukaryotic and archeal communities in glacial cryoconite holes from the Arctic and the Antarctic. *FEMS Microbiology Ecology*, 82: 254-267
- Cameron, A.K., Hodson, A.J., and Osborn, M. (2012b): Carbon and nitrogen biogeochemical cycling potentials of supraglacial cryoconite communities. *Polar Biology*, 35: 1375-1393
- Carreto, J.I., and Carignan, M.O. (2011): Mycosporine-like amino acids: relevant secondary metabolites. Chemical and ecological aspects. *Marine Drugs*, 9: 387-446
- Castenholz, R.W., and Garcia-Pichel, F. (2002): Cyanobacterial responses to UV-radiation. - In: Whittin, B.A. (ed): The ecology of cyanobacteria II, their diversity in space and time. *Kluwer Academic Publishers, ISBN: 9780306468551*, pp. 591-611
- Cavicchioli, R. (2006): Cold-adapted archaea. *Nature Reviews Microbiology* 4: 331-343
- Chattopadhyay, M.K., Jagannadham, M.V., Vairamani, M., and Shivaji, S. (1997): Carotenoid pigments of an antarctic psychrotrophic bacterium *Micrococcus roseus*: temperature dependent biosynthesis, structure, and interaction with synthetic membranes. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 239: 85-90
- Chattopadhyay, M.K. (2006): Mechanism of bacterial adaptation to low temperature. *Journal of Bioscience*, 31: 157-165
- Cole, J.J., and Caraco, N.F. (2001): Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. *Marine and Freshwater Research*, 52: 101-110

- Cook, J.M., Hodson, A.J., Anesio, A.M., Hanna, E., Yallop, M., Stibal, M., Telling, J., and Huybrechts, P. (2012): An improved estimate of microbially mediated carbon fluxes from the Greenland ice sheet. *Journal of Glaciology*, 58: 1098-1108
- Crowe, J.H., Madin, K.A. (1974): Anhydrobiosis in tardigrades and nematodes. *Transactions of the American Microscopical Society*, 93: 513-523
- Dastych, H. (2004): Redescription of the glacier tardigrade *Hypsibius janetscheki* Ramazzotti, 1968 (tardigrada) from the Nepal Himalayas. *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg*, 14: 181-194
- Davies, P.L., Baardsnes, J., Kuiper, M.J., and Walker, V.K. (2002): Structure and function of antifreeze proteins. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 357: 927-935
- Dawes, R.L., and Dawes, C.D. (2011): Introduction to physical geology. Basics – glaciers and ice adges. <http://commons.wvc.edu/rdawes/G101OCL/Basics/glaciers.html> – vyhledáno 16. 3. 2013
- D'Amico, S., Claverie, P., Collins, T., Georlette, D., Gratia, E., Hoyoux, A., Meuwis, M.A., Feller, G., and Gerday, Ch. (2002): Molecular basis of cold adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 357: 917-925
- De Smet, W.H., and Van Rompu, E.A. (1994): Rotifera and tardigrada from some cryoconite holes on a Spitsbergen (Svalbard) glacier. *Belgian Journal of Zoology*, 124: 27-37
- Del Giorgio, P.A., Cole, J.J., Caraco, N.F., and Peters, R.H. (1999): Linking planktonic biomass and metabolism to net gas fluxes in northern temperate lakes. *Ecology*, 80: 1422-1431
- Del Giorgio, P.A., Cole, J.J., and Cimbleris, A. (1997): Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385: 148-151
- Deser, C., Walsh, E.J., Timlin, M.S. (2000): Arctic sea ice variability in the context of recent atmospheric circulation trends. *Journal of Climate*, 13: 617-633
- Doran, P.T., McKay, C.P., Clow, D.G., Dana, G.L., Fountain, A.G., Nylen, T., and Lyons, W.B. (2002): Valley floor climate observations from the McMurdo dry valleys, Antarctica, 1986-2000. *Journal of Geophysical Research*, 107: ACL 13
- Douglas, M.S.V., and Smol, J.P. (2010): Freshwater diatoms as indicators of environmental change in the High Arctic. - In: Douglas, M.S.V., and Smol, J.P.: The Diatoms, applications for the environmental and earth sciences. *Cambridge University Press*. ISBN: 9781139492621, pp. 667
- Dubnick, A., Barker, J., Sharp, M., Wadham, J., Lis, G., Telling, J., Fitzsimons, S., and Jackson, M. (2010): Characterization of dissolved organic matter (DOM) from glacial environments using total fluorescence spectroscopy and parallel factor analysis. *Annals of Glaciology*, 51: 111-122
- Edwards, A., Anesio, A.M., Rassner, S.M., Sattler, B., Hubbard, B., Perkins, W.T., Young, M., and Griffith, G.W. (2011): Possible interactions between bacterial diversity, microbial activity and supraglacial hydrology of cryoconite holes in Svalbard. *The International Society for Microbiology Ecology Journal*, 5: 150-160
- Feller, G. (2006): Life at low temperatures: is disorder the driving force? *Extremophiles*, 11: 211-216
- Finlay, B.J., and Clarke, K.J. (1999): Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. *Protist*, 150: 419-430
- Foreman, C.M., Sattler, B., Mikucki, J.A., Porazinska, D.L., and Priscu, J.C. (2007): Metabolic activity and diversity of cryoconites in the Taylor Valley, Antarctica. *Journal of Geophysical Research*, 112: G04S32
- Fortner, S.K., Tranter, M., Fountain, A., Lyons, W.B., and Welch, K.A. (2005): The geochemistry of supraglacial streams of Canada Glacier, Taylor Valley (Antarctica), and their evolution into proglacial waters. *Aquatic Geochemistry*, 11: 391-412
- Fountain, A.G., Tranter, M., Nylen, T.H., Lewis, K.J., and Mueller, D.R. (2004): Evolution of cryoconite holes and their contribution to meltwater runoff from glaciers in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Journal of Glaciology*, 50: 35-44
- Fountain, A.G., Nylen, T.H., Tranter, M., and Bagshaw, E. (2008): Temporal variations in physical and chemical features of cryoconite holes on Canada Glacier, McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Journal of Geophysical Research*, 113: G01S92

- Fountain, A.G., Nylen, T.H., Monaghan, A., Basagic, H.J., and Bromwich, D.** (2009): Snow in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *International Journal of Climatology*, 30: 633-642
- Frank, H.A., and Christensen, R.L.** (1995): Singlet energy transfer from carotenoids to bacteriochlorophylls. - In: Blankenship, R.E., Madigan, M.T., and Bauer, C.E (eds): Anoxygenic photosynthetic bacteria. Advances in photosynthesis and respiration. *Kluwer Academic Publishers, ISBN: 0306479540, pp. 373-384*
- Frierer, N., Colman, B.P., Schimel, J.P., and Jackson, R.B.** (2006): Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: a continental-scale analysis. *Global Biochemical Cycles*, 20: GB3026
- Fuhrman, J.A., and Noble, R.T.** (1995): Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnology and Oceanography*, 40: 1236-1242
- Fuhrman, J.A., and Schwalbach, M.** (2003): Viral influence on aquatic bacterial communities. *The Biological Bulletin*, 204: 192-195
- Gerdell, R.W., and Drouet, F.** (1960): The cryoconite of the Thule Area, Greenland. *Transactions of the American Microscopical Society*, 79, No. 3: 256-272
- Gilbert, J.J.** (1974): Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society*, 93: 490-513
- Gilbert, J.A., Hill, P.J., Dodd, C.E.R., and Laybourn-Parry, J.** (2004): Demonstration of antifreeze protein activity in Antarctic lake bacteria. *Microbiology*, 150: 171-180
- Glazer, A.N.** (1977): Structure and molecular organization of the photosynthetic accessory pigments of cyanobacteria and red algae. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 18: 125-140
- Gould, G.W.** (2006): History of science – spores. Lewis B Perry Memorial Lecture 2005. *Journal of Applied Microbiology*, 101: 507-513
- Grenfell, T.C., Warren, S.G., and Mullen, P.C.** (1994): Reflection of solar radiation by the Antarctic snow surface at ultraviolet, visible, and near-infrared wavelengths. *Journal of geophysical research*, 99: 18669-18684
- Gribbon, P.W.F** (1979): Cryoconite holes on Sermikavsak, West Greenland. *Journal of Glaciology*, 22: 177-181
- Guiry, M.D., and Guiry, G.M.** (2013): AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> – vyhledáno 5. 5. 2013
- Hawes, I., and Schwarz, A.M.J.** (2000): Absorption and utilization of irradiance by cyanobacterial mats in two ice-covered Antarctic lakes with contrasting light climates. *Journal of Phycology*, 37: 5-15
- Hodson, A.J., Mumford, P.N., Kohler, J., and Wynn, P.M.** (2005): The High Arctic glacial ecosystem: New insights from nutrient budgets. *Biochemistry*, 72: 233-256
- Hodson, A.J., Anesio, A.M., Ng, F., Watson, R., Quirk, J., Irvine-Fynn, T., Dye, A., Clark, Ch., McCloy, P., Kohler, J., and Sattler, B.** (2007): A glacier respire: quantifying the distribution and respiration CO<sub>2</sub> flux of cryoconite across an entire Arctic supraglacial ecosystem. *Journal of Geophysical Research*, 112: G04S36
- Hodson, A.J., Anesio, A.M., Tranter, M., Fountain, A., Osborn, M., Priscu, J., Laybourn-Parry, J., and Sattler, B.** (2008): Glacial ecosystems. *Ecological Monographs*, 78: 41-67
- Hodson, A.J., Bøggild, C., Hanna, E., Huybrechts, P., Langford, H., Cameron, K., and Houldsworth, A.** (2010a): The cryoconite ecosystem on the Greenland ice sheet. *Annals of Glaciology*, 51: 123-129
- Hodson, A.J., Cameron, K., Bøggild, C., Irvine-Fynn, T., Langford, H., Pearce, D., and Banwart, S.** (2010b): The structure, biological activity and biochemistry of cryoconite aggregates upon an Arctic valley glaciers: Longyearbreen, Svalbard. *Journal of Glaciology*, 56: 349-362
- Holoubek, I., Kočan, A., Holoubková, I., and Kohoutek, J.** (2001): Persistentní organické polutanty. *Planeta*, IX (2): 3-14
- Howard, J.B., and Rees, D.C.** (1996): Structural basis of biological nitrogen fixation. *Chemical Reviews*, 96: 2965-2982

- Imhoff, J.F., Trüper, H.G., and Pfennig, N.** (1984): Rearrangement of the species and genera of the phototrophic “purple nonsulfur bacteria”. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 34: 340-343
- Jurgens, K., and Šimek, K.** (2000): Functional response and particle size selection of *Halteria* cf. *grandinella*, a common freshwater oligotrichous ciliate. *Aquatic Microbial Ecology*, 22: 57-68
- Kalina, T., and Váňa, J.** (2005): Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii. *Univerzita Karlova v Praze, nakladatelství Karolinum*. ISBN: 8024610361, pp. 606
- Kaštovská, K., Elster, J., Stibal, M., and Šantrůčková, H.** (2005): Microbial assemblages in soil microbial succession after glacial retreat in Svalbard (High Arctic). *Microbial Ecology*, 50: 396-407
- Kikuchi, Y.** (1994): *Glaciella*, a new genus of freshwater Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) from a glacier in Nepal, Himalayas. *Hydrobiologia*, 292/293: 59-66
- Kohshima, S.** (1984): A novel cold-tolerant insect found in a himalayan glacier. *Nature*, 310: 225-227
- Kohshima, S.** (1985): Migration of the himalayan wingless glacier midge (*Diamesa* sp.): slope direction assessment by sun-compassed straight walk. *Journal of Ethology*, 3: 93-104
- Kohshima, S.** (1987): Formation of dirt layer and surface dusts by micro-plants growth in Yala hlacier, Nepal Himalaya. *Bulletin of Glacier Research*, 5: 63-68
- \*Kohshima, S.** (1989): Glaciological importance of microorganisms in the surface mud-like materials and dirt layer particles of the Chongce ice cap and Gozha Glacier, West Kunlun Mountains, China. – In: Kohshima, S., Seko, K., and Yoshimura, Y. (1993): Biotic acceleration of glacier melting in Yala Glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. *Snow and Glacier Hydrology, IAHS Publ. 218: 309-316*
- Kohshima, S., Seko, K., and Yoshimura, Y.** (1993): Biotic acceleration of glacier melting in Yala Glacier, Langtang region, Nepal Himalaya. *Snow and glacier hydrology, IAHS Publ. 218: 309-316*
- Kohshima, S., Yoshimura, Y., Seko, K., and Ohata, T.** (1994): Albedo reduction by biotic impurities on a perennial snow patch in the Japan alps. *Snow and ice covers: Interactions with the atmosphere and ecosystems, IAHS Publ. 223: 323-330*
- Kotlyakov, V.M.** (2009): Accumulation, ablation, mass balance, and runoff from glaciers. - In: Shiklomanov, I.A. (ed): The hydrological cycle – Vol. 4. *EOLSS Publishers Co. Ltd., ISBN: 9781848261938*
- Kumar, P.A., Srinivas, T.N.R., Sasikala, Ch., and Ramana, Ch.V.** (2007): *Rhodobacter changlensis* sp. nov., a psychrotolerant, phototrophic alphaproteobacterium from the Himalayas of India. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57: 2568-2571
- Langford, H., Hodson, A.J., Banwart, S., and Bøggild, C.** (2010): The microstructure and biogeochemistry of Arctic cryoconite granules. *Annals of Glaciology*, 51: 87-94
- Laybourn-Parry, J., Tranter, M., and Hodson, A.J.** (2012): Ecology of snow and ice environments. *Oxford University Press, ISBN 9780191624247, pp. 199*
- Lee, Y.M., Kim, S., Jung, J., Kim, E.H., Cho, K.H., Schinner, F., Margesin, R., Hong, S.G., and Lee, H.K.** (2011): Cultured bacterial diversity and human impact on alpine glacier cryoconite. *The Journal of Microbiology*, 49: 355-362
- Leslie, A.** (1879): The Arctic Voyages of Adolf Erik Nordenskiöld, 1858-1879. *London: Macmillan and Co., pp. 447*
- Linh, H.U., and Seppelt, R.D.** (1990): Snow algae of the Windmill Islands, continental Antarctica. *Mesotaenium berggrenii* (Zygnematales, Chlorophyta) the alga of grey snow. *Antarctic Science*, 2: 143-148
- Lizotte, M.P., Sharp, T.R., and Priscu, J.C.** (1996): Phytoplankton dynamics in the stratified water column of Lake Bonney, Antarctica. Biomass and productivity during the winter–spring transition. *Polar Biology*, 16: 155-162



- Lyons, W.B., Welch, K.A., Fountain, A.G., Dana, G.L., Vaughn, B.H., and McKnight, D.M. (2003): Surface glaciochemistry of Taylor Valley, southern Victoria Land, Antarctica and its relationship to stream chemistry. *Hydrological Processes*, 17: 115-130
- MacDonell, S.A., and Fitzsimons, S.J. (2008): The formation and hydrological significance of cryoconite holes. *Progress in Physical Geography*, 32: 595-610
- MacDonell, S.A., and Fitzsimons, S.J. (2012): Observations of cryoconite hole system processes on an Antarctic glacier. *Revista Chilena de Historia Natural* 85: 393-407
- Madigan, M.T., Petersen, S.R., and Brock, T.D. (1974): Nutritional studies on *Chloroflexus*, a filamentous photosynthetic, gliding bacterium. *Archives of Microbiology*, 100: 97-103
- Margesin, R., Zacke, G., and Schinner, F. (2002): Characterization of heterotrophic Microorganisms in alpine glacier cryoconite. *Arctic, Antarctic, and Alpin Research*, 34: 88-93
- Margesin, R., Spröer, C., Schumann, P., and Schinner, F. (2011): *Pedobacter cryoconitis* sp. nov., a facultative psychrophile from alpine glacier cryoconite. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53: 1291-1296
- \*McIntyre, N.F. (1984): Cryoconite hole thermodynamics. – In: Mueller, D.R., Vincent, W., Pollard, W.H., and Fritsen, C.H. (2001): Glacial cryoconite ecosystems: A bipolar comparison of algal communities and habitats. *Nova Hedwigia, Beiheft*, 123: 173-197
- Médigue, C., Krin, E., Pascal, G., Barbe, V., Bernsel, A., Bertin, P.N., Cheung, F., Cruveiller, S., D'Amico, S., Duilio, A., Fang, G., Feller, G., Ho, C., Mangenot, S., Marino, G., Nilsson, J., Parrilli, E., Rocha, E.P.C., Rouy, Z., Sekowska, A., Tutuino, M.L., Vallenet, D., Heijne, G., and Danchin, A. (2005): Coping with cold: the genome of the versatile marine Antarctica bacterium *Pseudoalteromonas haloplanktis* TAC125. *Genome Research*, 15: 1325-1335
- Mindl, B., Anesio, A.M., Meirer, K., Hodson, A.J., Laybourn-Parry, J., Sommaruga, R., and Sattler, B. (2007): Factors influencing bacterial dynamics along a transect from supraglacial runoff to proglacial lakes of a high Arctic glacier. *FEMS Microbial Ecology*, 59: 307-317
- Morgan-Kiss, R.M., Priscu, J.C., Pocock, T., Gudynaite-Savitch, L., and Huner, N.P.A. (2006): Adaptation and acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 70: 222-252
- Moyer, C.L., and Morita, R.Y. (2007): Psychrophiles and psychrotrophs. - In: eLS. *John Wiley & Sons Ltd, Chichester*. <http://www.els.net> – vyhledáno 27. 4. 2013
- Mueller, D.R., Vincent, W.F., Pollard, W.H., and Fritsen, Ch.H. (2001): Glacial cryoconite ecosystems: a bipolar comparison of algal communities and habitats. *Nova Hedwigia, Beiheft*, 123: 173-197
- Mueller, D.R., Pollard, W.H. (2004): Gradient analysis of cryoconite ecosystems from two polar glaciers. *Polar Biology*, 27: 66-74
- Örstan, A. (1998): Microhabitats and dispersal routes of bdelloid rotifers. *Scientiae Naturae, Volumen 1*: 27-36.
- Paerl, H.W., Priscu, J.C. (1998): Microbial phototrophic, heterotrophic, and diazotrophic activities associated with aggregates in the permanent ice cover of Lake Bonney, Antarctica. *Microbial Ecology*, 36: 221-230
- Pandey, K.D., Shukla, S.P., Shukla, P.N., Giri, D.D., Singh, J.S., Singh, P., and Kashyap, A.P. (2004): Cyanobacteria in Antarctica: ecology, physiology and cold adaptation. *Cellular and Molecular Biology*, 50: 575-584
- Paterson, W.S.B. (1994): The physics of glaciers – third edition. *Bitterworth-Heinemann, Elsevier Science Ltd., ISBN 0750647426*, pp. 480
- Pautler, B.G., Woods, G.C., Dubnick, A., Simpson, A.J., Sharp, M.J., Fitzsimons, S.J., and Simpson, M.J. (2012): Molecular characterization of dissolved organic matter in glacial ice: coupling natural abundance <sup>1</sup>H NMR and fluorescence spectroscopy. *Environmental Science & Technology*, 46: 3753-3761

- Porazinska, D.L., Wall, D.H., and Virginia, R.S.** (2002): Population age structure of nematodes in the Antarctic Dry Valleys: perspectives on time, space, and habitat suitability. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34: 159-168
- Porazinska, D.L., Fountain, A.G., Nylen, T.H., Tranter, M., Virginia, R.A., and Wall, D.H.** (2004): The biodiversity and biochemistry of cryoconite holes from McMurdo Dry Valley glaciers, Antarctica. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 36: 84-91
- Priscu, J.C., Fritsen, C.H., Adams, E.E., Giovannoni, S.J., Paerl, H.W., McKay, C.P., Doran, P.T., Gordon, D.A., Lanoil, B.D., and Pinckney, J.L.** (1998): Perennial Antarctic lake ice: an oasis for life in a polar desert. *Science*, 26: 2095-2098
- Pšenčík, J., Ikonen, T.P., Laurinmäki, P., Merckel, M.C., Butcher, S.J., Serimaa, R.E., and Tuma, R.** (2004): Lamellar organization of pigments in chlorosomes, the light harvesting complexes of green photosynthetic bacteria. *Biophysical Journal*, 87: 1165-1172
- Raymond, J.A., and DeVries, A.L.** (1977): Adsorption inhibition as a mechanism of freezing resistance in polar fishes. *Proceedings of the National Academy of Science*, 74: 2589-2593
- Remias, D., Lütz-Meindl, U., and Lütz, C.** (2005): Photosynthesis, pigments and ultrastructure of the alpine snow alga *Chlamydomonas nivalis*. *European Journal of Phycology*, 40: 259-268
- Remias, D., Karsten, U., Lütz, C., and Leya, T.** (2010): Physiological and morphological processes in the Alpine snow alga *Chloromonas nivalis* (Chlorophyceae) during cyst formation. *Protoplasma*, 243: 73-86
- Remias, D., Holzinger, A., Aigner, S., and Lütz, C.** (2012): Ecophysiology and ultrastructure of *Ancylonema nordenskiöldii* (Zygnematales, Streptophyta), causing brown ice on glaciers in Svalbard (high arctic). *Polar Biology*, 35: 899-908
- Ricci, C.** (2001): Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, 446/447: 1-11
- \*Riebesell, U., Wolfgladow, D.A., Smetacek, V.** (1993): Carbon-dioxide limitation of marine phytoplankton growth-rates. - In: Tranter, M., Fountain, A.G., Fritsen, C.H., Lyons, W.B., Priscu, J.C., Statham, P.J., and Welch, K.A. (2004): Extreme hydrochemical conditions in natural microcosms entombed within Antarctic ice. *Hydrological Processes*, 18: 379-387
- Roberts, E.C., Laybourn-Parry, J., McKnight, D.M., and Novarino, G.** (2000): Stratification and dynamics of microbial loop communities in Lake Fryxell, Antarctica. *Freshwater Biology*, 44: 649-661
- Sabbe, K., Hodgson, D.A., Verleyen, E., Taton, A., Wilmette, A., Vanhoutte, K., and Vyverman, W.** (2004): Salinity, depth and the structure and composition of microbial mats in continental Antarctic lakes. *Freshwater Biology*, 49: 296-319
- Säwström, C., Mumford, P., Marshall, W., Hodson, A.J., Laybourn-Parry, J.** (2002): The microbial communities and primary productivity of cryoconite holes in an Arctic glacier (Svalbard 79°N). *Polar Biology*, 25: 591-596
- Säwström, C., Laybourn-Parry, J., Granéli, W., and Anesio, A.M.** (2007a): Heterotrophic bacterial and viral dynamics in Arctic freshwaters: results from a field study and nutrient-temperature manipulation experiments. *Polar Biology*, 30: 1407-1415
- Säwström, C., Granéli, W., Laybourn-Parry, J., and Anesio, A.M.** (2007b): High viral infection rates in Antarctic and Arctic bacterioplankton. *Environmental Microbiology*, 9: 250-255
- Säwström, C., Lisle, J., Anesio, A.M., Priscu, J.C., and Laybourn-Parry, J.** (2008): Bacteriophage in polar inland waters. *Extremophiles*, 12: 167-175
- Schoener, D.M., and McManus, G.B.** (2012): Plastid retention, use, and replacement in a kleptoplastidic ciliate. *Aquatic Microbial Ecology*, 67: 177-187
- Segawa, T., and Takeuchi, N.** (2010): Cyanobacterial communities on Qiyi glacier, Qilian Shan, China. *Annals of Glaciology*, 51: 153-162
- Segers, H., and De Smet, W.H.** (2008): Diversity and endemism in rotifera: a review, and *Keratella* Bory de St Vincent. *Biodiversity and Conservation*, 17: 303-316
- Shivaji, S., and Prakash, J.S.S.** (2010): How do bacteria sense and respond to low temperature? *Archives of Microbiology*, 192: 85-95



- Sømme, L.** (1996): Anhydrobiosis and cold tolerance in tardigrades. *European Journal of Entomology*, 93: 349-357
- Sprague, S.G., Staehelin, A., and Fuller, R.C.** (1981): Semiaerobic induction of bacteriochlorophyll synthesis in the green bacterium *Chloroflexus aurantiacus*. *Journal of Bacteriology*, 147: 1032-1039
- Stibal, M., Šabacká, M., and Kaštovská, K.** (2006): Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of cyanobacteria and algae. *Microbial Ecology*, 52: 644-654
- Stibal, M., Tranter, M., Benning, L.G., and Řehák, J.** (2008a): Microbial primary production on an Arctic glacier is insignificant in comparison with allochthonous organic carbon input. *Environmental Microbiology*, 10: 2172-2178
- Stibal, M., Tranter, M., Telling, J., and Benning, L.G.** (2008b): Speciation, phase association and potential bioavailability of phosphorus on a Svalbard glacier. *Biochemistry*, 90: 1-13
- Stibal, M., Anesio, A.M., Blues, J.D., and Tranter, M.** (2009): Phosphatase activity and organic phosphorus turnover on a high Arctic glacier. *Biogeosciences Discussions*, 6: 2697-2721
- Stibal, M., Telling, J., Cook, J., Mak, K.M., Hodson, A.J., and Anesio, A.M.** (2012): Environmental controls on microbial abundance and activity on the Greenland ice sheet: a multivariate analysis approach. *Microbial Ecology*, 63: 74-84
- Storey, K.B.** (1997): Organic solutes in freezing tolerance. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 117A: 319-326.
- Sun, J.** (2002): Source regions and formation of the loess sediments on the high mountain regions of Northwestern China. *Quaternary Research*, 58: 341-351
- Sun, D., Bloemendal, J., Rea, D.K., Vandenberghe, J., Jiang, F., An, Z., and Su, R.** (2002): Grain-size distribution function of polymodal sediments in hydraulic and aeolian environments, and numerical partitioning of the sedimentary components. *Sedimentary Geology*, 152: 263-277
- Takeuchi, N.** (2002): Optical characteristic of cryoconite (surface dust) on glaciers: the relationship between light absorbency and the property of organic matter contained in the cryoconite. *Annals of Glaciology*, 34: 409-414
- Takeuchi, N.** (2013): Glacial biology. <http://www-es.s.chiba-u.ac.jp/~takeuchi/glacialbiology.html> - vyhledáno 28. 2. 2013.
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Yoshimura, Y., Seko, K., and Fujita, K.** (2000): Characteristics of cryoconite holes on a himalayan glacier, Yala Glacier Central Nepal. *Bulletin of Glaciological Research*, 17: 51-59
- Takeuchi, N., Kohshima, S., and Seko, K.** (2001a): Structure, formation, and darkening process of albedo-reducing material (cryoconite) on a himalayan glacier: a granular algal mat growing on the glacier. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33: 115-122
- Takeuchi, N., Kohshima, S., Shiraiwa, T., and Kubota K.** (2001b): Characteristics of cryoconite (surface dust on glaciers) and surface albedo of a Patagonian glacier, Tyndall Glacier, Southern Patagonia Icefield. *Bulletin of Glaciological Research*, 18: 65-69
- Takeuchi, N., Nishiyama, H., and Li, Z.** (2010): Structure and formation process of cryoconite granules on Urumqi glacier No. 1, Tien Shan, China. *Annals of Glaciology*, 51: 9-14
- Tedesco, M., Foreman, C.M., Anton, J., Steiner, N., and Schwartzman, T.** (2013): Comparative analysis of morphological, mineralogical and spectral properties of cryoconite in Jakobshavn Isbræ, Greenland, and Canada glacier, Antarctica. *Annals of Glaciology*, 54: 147-157
- Telling, J., Anesio, A.M., Tranter, M., Irvine-Fynn, T., Hodson, A.J., Butler, C., and Wadham, J.** (2011): Nitrogen fixation on Arctic glaciers, Svalbard. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116: G03039
- Telling, J., Anesio, A.M., Tranter, M., Stibal, M., Hawkings, J., Irvine-Fynn, T., Hodson, A.J., Butler, C., Yallop, M., and Wadham, J.** (2012a): Controls on the autochthonous production and respiration of organic matter in cryoconite holes on high Arctic glaciers. *Journal of Geophysical Research*, 117: G01017

- Telling, J., Stibal, M., Anesio, A.M., Tranter, M., Nias, I., Cook, J., Bellas, C., Lis, G., Wadham, J.L., Sole, A., Nienow, P., and Hodson, A.J.** (2012b): Microbial nitrogen cycling on the Greenland ice sheet. *Biogeosciences*, 9: 2431-2442
- Tieber, A., Lettner, H., Bossew, P., Hubmer, A., Sattler, B., and Hofmann, W.** (2009): Accumulation of anthropogenic radionuclides in cryoconites on alpine glaciers. *Journal of Environmental Radioactivity*, 100: 590-598
- Thomas, W.** (1993): *Chlamydomonas nivalis*. UTEX The Culture Collection of Algae. <http://web.biosci.utexas.edu/utex/algaeDetail.aspx?algaeID=5358> – vyhledáno 15. 5. 2013
- Tranter, M., Fountain, A.G., Fritsen, C.H., Lyons, W.B., Priscu, J.C., Statham, P.J., and Welch, K.A.** (2004): Extreme hydrochemical conditions in natural microcosms entombed within Antarctic ice. *Hydrological Processes*, 18: 379-387
- Wharton, R.A., McKay, C.P., Simmons, G.M., and Parker, B.C.**, (1985): Cryoconite holes on glaciers. *BioScience*, 35: 499-503
- Warren, S.G.** (1982): Optical properties of snow. *Reviews of Geophysics and Space Physics*, 20: 67-89
- Wiscombe, W.J., and Warren, S.G.** (1980): A model for the spectral albedo of snow. I: Pure snow. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 37: 2712-2732
- Wynn, P.M., Hodson, A.J., Heaton, T.H.E., and Chenery, S.R.** (2007): Nitrate production beneath a High Arctic glacier, Svalbard. *Chemical Geology*, 244: 88-102
- Xu, Y., Simpson, A.J., Eyles, N., and Simpson, M.J.** (2010): Sources and molecular composition of cryoconite organic matter from the Athabasca Glacier, Canadian Rocky Mountains. *Organic Geochemistry*, 41: 177-186
- Yallop, M.L., and Anesio, A.M.** (2010): Benthic diatom flora in supraglacial habitats: a generic-level comparison. *Annals of Glaciology*, 51: 15-22
- Yoshimura, Y., Kohshima, S., and Ohtani, S.** (1997): Community of snow algae on a himalayan glacier: change of algal biomass and community structure with altitude. *Arctic and Alpine Research*, 29: 126-137
- Zakhia, F., Jungblut, A.D., Taton, A., Vincent, W.F., and Wilmotte, A.** (2008): Cyanobacteria in cold ecosystems. - In: Margesin, R., Schinner, F., Marx, J.C., and Gerday, C. (eds): Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology. *Springer Berlin Heidelberg*, ISBN: 9783540743354, pp. 121-135
- Zhang, D.C., Busse, H.J., Liu, H.C., Zhou, Y.G., Schinner, F., and Margesin, R.** (2011): *Sphingomonas glacialis* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from alpine glacier cryoconite. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 61: 587-591

\* sekundární citace

## Přílohy

*Tabulka P1: Přehled sinic vyskytujících se v kryokonitu. Sestaveno na základě studií Gerdel & Drouet, 1960; Sävström et al., 2002; Mueller & Pollard, 2004; Porazinska et al., 2004; Kaštovská et al., 2005; Stibal et al., 2006. Určení do řádu dle Guiry, M.D. & Guiry, G.M., 2013 – AlgaeBase.*

Řád	Rod, druh
Chroococcales	<i>Aphanothece</i> cf. <i>nidulans</i> <i>Chroococcus</i> spp. <i>Chlorococcus</i> <i>Chlorogloea</i> sp. cf. <i>Gleocapsa</i> spp. cf. <i>Microcystis</i> cf. <i>Synechococcus aeruginosa</i>
Oscillatoriales	<i>Crinalium glaciale</i> <i>Crinalium helicoides</i> <i>Crinalium</i> spp. cf. <i>Komvophoron</i> <i>Leptolyngbya</i> cf. <i>delicatula</i> <i>Leptolyngbya foveolarum</i> <i>Leptolyngbya hansgirgiana</i> <i>Leptolyngbya</i> cf. <i>notata</i> <i>Leptolyngbya</i> spp. <i>Lyngbya</i> spp. <i>Microcoleus</i> spp. <i>Microcoleus vaginatus</i> <i>Oscillatoria</i> spp. <i>Phormidium</i> spp. <i>Phormidium amoenum</i> <i>Plectonema nostocorum</i> cf. <i>Pseudanabaena</i> <i>Pseudophormidium</i> sp. <i>Schizotrix heufleri</i> <i>Spirulina</i> spp.
Nostocales	cf. <i>Anabaena</i> spp. <i>Calothrix parietina</i> <i>Nodularia</i> sp. <i>Nostoc</i> sp. <i>Nostoc</i> cf. <i>commune</i> <i>Nostoc</i> cf. <i>punctiforme</i> cf. <i>Scytonema</i> sp.

Tabulka P2: Přehled řas vyskytujících se v kryokonitu. Sestaveno na základě studií Gerdel & Drouet, 1960; Takeuchi et al., 2000; Sävström et al., 2002; Mueller & Pollard, 2004; Porazinska et al., 2004; Kaštovská et al., 2005; Stibal et al., 2006. Určení do tříd dle Guiry, M.D. & Guiry, G.M., 2013 – *AlgaeBase*.

<b>Třída</b>	<b>Rod / druh</b>
Bacillariophyceae (rozsivky)	<i>Luticola</i> cf. <i>gaussii</i> <i>Luticola</i> cf. <i>murrayi</i> <i>Luticola</i> cf. <i>mutica</i> <i>Muellaria</i> spp.
Chrysophyceae (zlativky)	cf. <i>Dinobryon</i>
Xanthophyceae (různobrvky)	<i>Heterococcus</i> sp.
Chlorophyceae (zelenivky)	<i>Bracteacoccus</i> sp. <i>Coleochlamys</i> <i>cuccumis</i> cf. <i>Chlorococcum</i> <i>Chlamydomonas</i> <i>nivalis</i> <i>Chlamydomonas</i> spp. <i>Chloromonas</i> <i>nivalis</i> <i>Cylindromonas</i> sp. <i>Protococcus</i> <i>nivalis</i>
Trebouxiophyceae	<i>Chlorella</i> <i>homosphaera</i> <i>Chlorella</i> <i>minutissima</i> <i>Chlorella</i> <i>vulgaris</i> <i>Chlorella</i> sp. <i>Muriella</i> <i>terrestris</i> <i>Muriella</i> sp. <i>Pseudococcomyxa</i> <i>simplex</i> cf. <i>Pseudococcomyxa</i> <i>Raphidonema</i> sp. <i>Stichococcus</i> <i>bacillaris</i> <i>Stichococcus</i> cf. <i>chlorelloides</i> cf. <i>Trochisciopsis</i> <i>Trochiscia</i> <i>aciculifera</i> <i>Trochiscia</i> <i>hirta</i>
Klebsormidiophyceae	<i>Klebsormidium</i> <i>flaccidum</i> <i>Klebsormidium</i> sp.
Zygnematophyceae (spájivky)	<i>Ancylonema</i> <i>nordenskiöldii</i> <i>Cylindrocystis</i> sp. <i>Cylindrocystis</i> <i>brebissonii</i> <i>Mesotaenium</i> <i>berggrenii</i>